Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel
Prof. der Botanik

und

Dr. R. Hertwig
Prof. der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Neununddreissigster Band

1919

Mit 120 Abbildungen u. 37 Tabellen

Leipzig 1919
Verlag von Georg Thieme.

K279(1)

B. Hof- & Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Inhaltsübersicht

des

neununddreissigsten Bandes.

O = Original; *R* = Referat.

Seite

Alverdes, F. Die gleichgerichtete stammesgeschichtliche Entwicklung der Vögel und Säugetiere. *O* 385

Arnhart, L. Das Puppenhäuschen der Honigbiene. *O* 494

Bücher, H., Bauer, V., Bredemann, G., Fickendey, E., la Baume, W., und Loag, J. Die Heuschreckenplage und ihre Bekämpfung. *R* 528

Büchner, P. Zur Kenntnis der Symbiose niederer pflanzlicher Organismen mit Pedikuliden. *O* 535

Börner, C. Stammesgeschichte der Hautflügler. *O* 145

Bresslau, E. *Systylis Hoffi* n. gen. n. spec., eine neue Vorticellide. *O* . 41

Bresslau, E. u. Buschkiel, M. Die Parasiten der Stechmückenlarven. *O* 325

Correns, C. Die Absterbeordnung der beiden Geschlechter einer getrenntgeschlechtigen Doldenpflanze (*Trinia glauca*). *O* 105

Demoll, R. Antwort auf die Kritik von v. Buddenbrock. *O* 266

Demoll, R. Die Bedeutung der Elytren der Käfer für den Flug. *O* . . 474

Driesch, H. Studien über Anpassung und Rhythmus. *O* 433

Duncker, G. Joh. Schmidt's Rassenuntersuchungen an Fischen. *O* . . . 371

Emmelius, C. Beiträge zur Biologie einiger Ameisenarten. *O* 303

Forel, A. Entgegnung. *O* 478

Franqué, O. v. Innere Sekretion des Eierstocks. *O* 193

Franz, V. Lichtsinnversuche an Schnecken. *O* 540

Frisch, K v. Zur Streitfrage nach dem Farbensinn der Bienen. *O* . . . 122

Galant, S. Über die Entstehung von Variationen bei *Anemone hepatica*. *O* 529

Goetsch, W. Neue Beobachtungen und Versuche an *Hydra*. *O* 289

Goetsch, Wilh. Neue Beobachtungen und Versuche an *Hydra*. 2. Teil. *O* 544

Goldschmidt, R. Intersexualität und Geschlechtsbestimmung. *O* . . . 498

Günther, H. Das Schraubungsprinzip in der Natur. *O* 513

Heikertinger, F. Versuche und Freilandforschungen zur Mimikryhypothese. *O* 352

Heikertinger, Fr. Die metöke Myrmekoidie. *O* 65

Heller, H. Über die Geruchstheorie von Teudt. *O* 364

Henning, H, Forel's Zugeständnisse an die Tierpsychologie. *O* 35

Henning, H. Mnemelehre oder Tierpsychologie? *O* 187

Heribert-Nilsson, N. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix. *R* 479

16388

Seite

Hesse, E. *Lucilia* als Schmarotzer. *O* 401
Jordan, H. Die Phylogenese der Leistungen des zentralen Nervensystems. *O* 462
Kathariner, L Das Vitamin ein Mikroorganismus? *R* 103
Klatt, B. Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes. *O* 406
Kohlbrugge, J. H. F. Der Akademiestreit im Jahre 1830, der niemals enden wird. *O* 489
Küster, E. Über weißrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit. *O* 212
Latzin, Ph. H. Die Rolle der Ausgleichsprinzipe in der Theorie des Lebens. *O* 318
Lundegårdh, H. Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln. Derselbe. Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. *R* 557
Luther, A. Über Entwicklungskorrelationen und Lokalrassen bei *Rana fusca*. *R* 40
Mohr, E. Nochmals über das „Knacken" beim Rentier. *O* 251
Naumann, E. Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. *O* . . . 337
Patschovsky, N. Über eine Möglichkeit des außernormalen Entstehens von pflanzlichem Kalziumoxalat. *O* 481
Poche, F. Über das Definieren der systematischen Gruppen. *O* 311
Rabl, C. Über die bilaterale oder nasotemporale Symmetrie des Wirbeltierauges. *R* 37
Schiefferdecker, P. Über die Differenzierung der tierischen Kaumuskeln zu menschlichen Sprachmuskeln. *O* 421
Schmid, Bastian. Deutsche Naturwissenschaft, Technik und Erfindung im Weltkriege. *R* 559
Schmidt, W. J. Vollzieht sich Ballung und Expansion des Pigmentes in den Melanophoren von *Rana* nach Art amöboider Bewegungen oder durch intrazelluläre Körnchenströmung? *O* 140
Sikora, H. Vorläufige Mitteilung über Mycetome bei Pediculinen. *O* . . 287
Spek, J. Studien über den Mechanismus der Gastrulainvagination. *O* . . 13
Spek, J. Experimentelle Beiträge zur Physiologie der Zellteilung. *O* . . . 23
Steiner, G. Bemerkungen über die sogenannte Verpuppung der *Rhabditis coarctata* Leuckart und das Bilden von Zysten bei Nematoden überhaupt. *O* 59
Szymanski, J. S. Über den Antrieb. *O* 257
Toldt, K. jun. Neuere Arbeiten über das Integument des Flußpferdes. *O* . 346
Wachs, H. Über Längsteilung bei *Hydra*. *O* 1
Wilhelmi, J. Die angewandte Zoologie als wirtschaftlicher, medizinisch-hygienischer und kultureller Faktor. *R* 527

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel
Professor der Botanik

und

Dr. R. Hertwig
Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band **Januar 1919** **Nr. 1**

ausgegeben am 15. Februar

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: H. Wachs, Über Längsteilung bei Hydra. S. 1.
J. Spek, Studien über den Mechanismus der Gastrulainvagination. S. 13.
J. Spek, Experimentelle Beiträge zur Physiologie der Zellteilung. S. 23.
H. Renning, Forels Zugeständnisse an die Tierpsychologie. S. 35.
Referate: C. Rabl, Über die bilaterale oder nasotemporale Symmetrie des Wirbeltierauges. S. 37.
A. Luther, Über Entwicklungskorrelationen und Lokalrassen bei Rana fusca. S. 40.

Über Längsteilung bei Hydra.

Von Dr. Horst Wachs,
Assistent am Zool. Institut der Universität Rostock.

Mit 9 Abbildungen.

Über Längsteilung bei den verschiedenen *Hydra*-Arten ist schon von Trembley und Roesel von Rosenhof berichtet worden. Seitdem sind eine ganze Anzahl weiterer diesbezüglicher Beobachtungen mitgeteilt worden. Bei kritischer Sichtung zeigte sich jedoch, daß zum mindesten einige solcher Fälle „spontaner Längsteilung" anders zu deuten sind als von den diesbezüglichen Beobachtern geschehen: mit großer Wahrscheinlichkeit handelt es sich in den betreffenden Fällen nicht um die Längsaufspaltung eines ursprünglich einzigen Individuums, sondern vielmehr um die Wiedertrennung zweier, verschmolzener Individuen.

Ich schicke diese Bemerkung, auf die ich am Schluß noch kurz zurückkomme, als Mahnung zu Vorsicht in der Beurteilung voraus und lasse die Beschreibung eines kürzlich von mir an der Hand

genauer Notizen, einiger Zeichnungen und sehr zahlreicher Mikrophotographien beobachteten Falles folgen, der mir mitteilenswert erscheint, weil er in bezug auf die schließliche Trennung der beiden Teiltiere einen anderen Verlauf nahm als in den bislang mitgeteilten Fällen.

Am 29. Mai dieses Jahres fand ich unter einer größeren Anzahl frisch gesammelter Hydren der Spezies *Hydra fusca* — oder, nach Paul Schulze: „*Pelmatohydra oligactis*“ — ein Exemplar, dessen Kopfpartie geteilt war, dergestalt, daß dem gemeinsamen Stiele und Körper zwei, nur durch eine verhältnismäßig seichte Kerbe getrennte Köpfchen aufsaßen. Jedes dieser Köpfchen besaß nur je drei gleichlange Tentakel, so daß die für die Spezies nor-

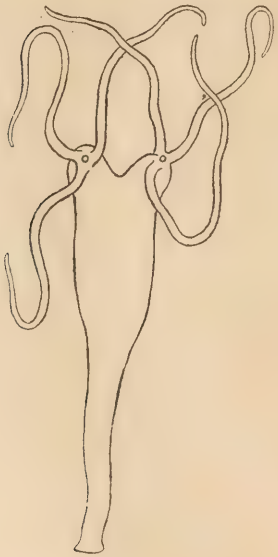


Abb. 1.

Abb. 2.

Abb. 3.

male Tentakelzahl von sechs als Summe beider Köpfchen vorhanden war (Abb. 1). Gefüttert, fraß der eine Kopf eine, der andere zwei Daphnien.

Nach zwei Tagen hatte sich das Bild insofern geändert, als einerseits die Trennungskerbe der beiden Köpfchen tiefer eingeschnitten war, andererseits die Anzahl der Tentakel sich vermehrte. Der eine Kopf (*A*) bekam zwei neue Tentakel, die nebeneinander in etwa gleicher Größe hervorwuchsen, der andere Kopf (*B*) bekam ebenfalls einen neuen vierten Tentakel zwischen den drei alten, außerdem aber noch einen fünften kleineren an anormaler Stelle, unterhalb des Tentakelkranzes, an der Trennungsfläche (Abb. 2).

Während nach abermals zwei Tagen die normal entstandenen neuen Tentakel beider Köpfchen beträchtlich gewachsen waren,

zeigte dieser kleine Tentakel nur geringes Wachstum und ließ sein Ende wie eingeknickt nach unten hängen. Die Trennung der Köpfchen war jetzt beträchtlich fortgeschritten, fast bis zur Hälfte der Körperpartie (unter Abrechnung des „Stieles"): das Köpfchen *A* war etwas größer und kräftiger als *B* (Abb. 3). Von diesem Tage an wurde das Tier mikrophotographiert; leider verbietet der Raum die Wiedergabe aller dieser sehr charakteristischen Bilder: das Tier neigte mitunter den ganzen oberen Körperteil mit beiden Köpfen, öfter aber nur die Köpfe und dann mit Vorliebe nach der gleichen Seite, wobei es, umspielt von den neun langen Tentakeln, einen außerordentlich zierlichen und eleganten Eindruck machte. Wenn man bei Betrachtung des ausgestreckten Tieres infolge der stärkeren Ausbildung des einen Kopfes vielleicht (ohne Kenntnis des Vorangegangenen) den kleineren Kopf für eine Knospe an abnormer Stelle halten könnte, so war im Gegensatz hierzu beim kontrahierten Tiere die Gleichwertigkeit der Köpfe deutlich: das Tier war in diesem Zustande nicht unähnlich einem winzigen Alcyonium in Teilung.

Abb. 4.

Bei der immer weiter fortschreitenden Trennung gewannen die Köpfchen immer größere Bewegungsfreiheit; jetzt neigten sie sich mit Vorliebe gekreuzt übereinander (Abb. 4), das kleine rudimentäre Tentakelchen hing schlaff herab, die langen spielten als feine Fäden im Wasser.

Am 8. Tage der Beobachtung trat an dem Köpfchen *A* ein kleines Gebilde auf, das, an entsprechender Stelle wie das rudimentäre Tentakelchen von *B* stehend, zunächst für ein ebensolches, vielleicht gar symmetrisch gebildetes gehalten wurde (Abb. 5). Im weiteren Verlaufe zeigte sich jedoch, daß sich dieses kleine Gebilde, während besagter Tentakel von *B* der Degeneration verfiel, weiter ausbildete und schließlich zu einem funktionsfähigen Füßchen wurde, wie Abb. 8 u. 9 zeigen. Bevor die Entwicklung jedoch so weit gediehen war, bildete sich, am 11. Tage, eine Knospe (Abb. 6). An den bisher in der Literatur beschriebenen Hydren in Längsteilung traten solche Knospen an den Teiltieren selbst auf, in meinem

Falle saß die erste Knospe fast genau an der Stelle, bis zu der die Teilung fortgeschritten war, wenngleich man sie, vor allem bei Verfolgung der weiteren Entwicklung, mit einigem Rechte dem Kopf *B* zusprechen kann.

Zwei Tage später, zur Zeit der fast beendeten Degeneration des kleinen abnormen Tentakels von *B*, besaß die Knospe zwei lange Tentakel und ein dritter kleiner war in Bildung begriffen. Jetzt war die Trennung der beiden Köpfe fast bis zum „Stiele" hin fortgeschritten, und nun schienen auf eben diesem einen Stiele drei Hydren aufzusitzen: das Tier gewährte den höchst absonderlichen Eindruck, wie ihn Abb. 7 zeigt. Wenn ein Beobachter eine

Abb. 5.

Abb. 6.

solche *Hydra* gerade auf diesem Stadium erstmals zu Gesicht bekäme, so dürfte eine richtige Auslegung ihres Zustandekommens wohl kaum gelingen.

Nach abermals zwei Tagen, am 15. Tage der Beobachtung, hatte sich, der Basis von *A* ansitzend, abermals eine Knospe gebildet, die auch schon zwei Tentakel besaß; jetzt stellte das Tier eine wirkliche „*Hydra*" dar, insofern es nicht nur zahlreiche Arme, sondern wie sein Urbild der griechischen Mythologie, zahlreiche Köpfe, und zwar vier an der Zahl, besaß. Der Kopf *A* hatte zur Zeit der Beobachtung eine große Daphnie gefressen; nach der ersten mikrophot. Aufnahme stieß er die Hülle der Daphnie wieder aus, und nachdem mir gerade in diesem Moment eine zweite Aufnahme geglückt war, streckte sich die erste Knospe in die Länge und löste sich los. Die Daphnie resp. ihre Hülle war jetzt vollends ausge-

stoßen, das Ganze wurde auf einer dritten Aufnahme festgehalten. Nun heftete sich das Tier *A* mit seinem, wie oben erwähnt, neu gebildeten kleinen Füßchen am Glase fest und das ganze Tier nahm die Stellung ein, wie sie eine vierte Aufnahme, die beigefügte Abb. 8, zeigt. Das an *A* neu gebildete Füßchen, dessen Haftscheibe deutlich ist, zeigt das charakteristische hellere Aussehen des Stielgewebes; dies glasig durchscheinende Aussehen hat, wie bekannt, seine Ursache in der vom Magenentoderm abweichenden, mehr blasigen Struktur der Stielentodermzellen.

Abb. 8.

Abb. 7.

Abb. 9.

Die weitere Entwicklung resp. Umbildung, in deren Verlauf sich die zweite Knospe an *A* sowie noch eine dritte an *B* ausbildete und loslöste, steht unter dem Zeichen einer von dem neuen Füßchen ausgehenden (?) Umdifferenzierung von *A*. Schon die am 13. Juni gefertigte mikrophotogr. Abb. 8 zeigt eine leichte Aufhellung des Körpergewebes von *A* an der Ursprungsstelle des Füßchens. Die am 17. und 21. Juni angefertigten Aufnahmen lassen erkennen, ähnlich wie die in Abb. 9 wiedergegebene Aufnahme vom 24. Juni, wie in dem Körper von *A* die Aufhellung der Gewebe sowohl nach dem Kopf als auch nach der ehemaligen Basis zu fortschreitet.

Dabei streckt sich dieser ganze Teil bedeutend in die Länge, der neue Fuß wird dauernd mit zur Anheftung benutzt und das Tier sitzt meist in einer Stellung, wie die Abbildung sie zeigt: der alte ehedem gemeinsame Fuß dient *B* zur Festheftung, Tier *A* (das ebenso wie *B* eine Daphnie gefressen hat) sitzt mit seinem neuen, kurzen Füßchen fest und ist mit *B* gleichsam durch eine Brücke verbunden. Vergleichen wir Abb. 8 u 9 unter Beiseitelassung der Knospe, so ist unschwer zu erkennen, daß diese „Brücke" nichts anderes ist als die untere Körperhälfte von *A*. Während das Gewebe dieser „Brücke" nur wenig umdifferenziert ist, hat sich nach dem Kopf von *A* zu ein deutlicher „Stiel" ausgebildet. Wir haben hier den eigentümlichen und, so viel ich sehe, noch nicht beobachteten Fall vor uns, daß die Umbildung von Körpergewebe in Stielgewebe nicht, wie normal, an der Übergangsstelle von Körper in Stiel und unter dem Einfluß sich entwickelnder Knospen und den hierdurch verursachten Verbrauch der interstitiellen Zellen vor sich geht, sondern vielmehr an der Mitte des Körpers einsetzt im Anschluß an ein dort gebildetes Füßchen. Wenn wir nun nach einer Ursache für diese Umdifferenzierung suchen, so scheint mir, daß wir sie in dem Vorhandensein eben dieses Füßchens finden können. Und da durch direkte Beobachtung das räumliche Fortschreiten der Umdifferenzierung vom Füßchen aus nach beiden Seiten zu verfolgt und im photogr. Bilde festgelegt wurde, so scheint mir, daß man, wie oben vorausnehmend getan, von einer von dem neuen Füßchen ausgehenden Umdifferenzierung sprechen kann.

Damit gewinnt diese Beobachtung ein allgemeineres Interesse. Spemann zeigte unlängst[1]) durch eine Reihe genialer Transplantations- und Konkreszensversuche, daß die Determinierung des Ektoderms zu Medullarplatte beim Amphibienembryo zuerst in der oberen Urmundlippe vorhanden ist und sich von da nach vorn ausbreitet (S. 483); d. h., allgemeiner ausgedrückt, daß ein Teil eines Organismus imstande ist, auf seine Umgebung, auf Material, das, wie ebenda gezeigt, unter anderen Einflüssen andere Organe resp. Gewebe gebildet haben würde, in bestimmtem Sinne determinierend einzuwirken, sie differenzierend resp. umdifferenzierend zu beeinflussen. Wenngleich die dort mitgeteilten Ergebnisse keiner Bestätigung von anderer Seite bedürfen, so scheint es mir doch zum mindesten anziehend, in den eben mitgeteilten Beobachtungen gleichsam eine Parallele an ganz anderem Material und durch ein Naturexperiment zu finden. In unserem Falle handelt es sich um die Umbildung von Körperentoderm in Stielento-

1) Spemann, H. Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo 1—6. Arch. Entw.-Mech. Bd. 43, 1918.

derm, nach meiner Deutung veranlaßt durch das neu entstandene Füßchen, das somit gleichsam als ein neu gebildetes Determinationszentrum betrachtet wird.

Was aber, ist logischerweise zu fragen, veranlaßte die Bildung eines solchen neuen Determinationszentrums? Da rein äußere Einflüsse, wie etwa dauernde Berührung der betreffenden Stelle mit einer Unterlage, nach meiner Beobachtung nicht in Frage kommen, es sich nicht um eine „Thigmomorphose" handelt, muß die Veranlassung direkt im Tier selbst liegen. Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn wir bedenken, daß wir es ja mit einer in Längsspaltung begriffenen *Hydra*, d. h. mit einem Individuum zu tun haben, das sich in organisch-anormalen Verhältnissen befindet, das durch einen vom normalen Geschehen abweichenden Lebensprozeß aus seinem organischen Gleichgewicht gebracht ist. Natürlich ist hiermit, wie ich mir wohl bewußt bin, noch keineswegs eine Erklärung für das Auftreten des neuen Füßchens gegeben! Wir ahnen aber, wie diese Störung des normalen Geschehens in dem Organismus Vorgänge auslöst, die sich für den Beobachter in der Bildung von Organen an abnormer Stelle äußern, erst eines kleinen Tentakels, dann des Füßchens.

Dieser Vergleich eröffnet eine neue Perspektive: der Tentakel wurde wieder rückgebildet, das Füßchen blieb bestehen und wurde weiter ausgebildet! Ob die direkte Ursache dieses verschiedenen Geschickes der Nichtgebrauch im einen, der Gebrauch im anderen Falle war, mag dahingestellt bleiben. Jedenfalls haben wir es hier mit einem eigenartigen Versuchen und Sichirren, Probieren und Wiederverwerfen zu tun, das im Falle der Anlage des Füßchens zum Ziele führte. Und, wie wir gleich sehen werden, zum Ziele führte auf einem Wege, der um vieles umständlicher war als derjenige, den andere Hydren unter den gleichen Bedingungen eingeschlagen haben.

Denn in den bisher mitgeteilten Fällen und einem, wie noch zu erwähnen, auch mir selbst vorliegenden Falle, geschah die schließliche Trennung der Teiltiere dadurch, daß die vom Kopf abwärts vorrückende Durchtrennung allmählich den Körper und danach den Stiel längsteilte, bis die Tiere nur noch an der Fußscheibe zusammenhingen. Schließlich teilte sich auch diese und zwei Hydren wurden frei. Wesentlich anders verhält sich das hier beobachtete Tier!

Nachdem sich die *Hydra* länger als 14 Tage mit ihren beiden Füßchen festhaltend ernährt und oftmals im Zuchtglase ihren Platz gewechselt hatte, indem sie sich gelegentlich auch mit beiden Köpfen, mit Hilfe der Tentakel, zwecks Ortsänderung anheftete und nun mit den Fußscheiben nach einer neuen Anheftungsstelle tastete, geschah am 1. Juli die Durchtrennung: durch Querdurchschnürung der „Brücke" nahe am Tier *B* wurden die Tiere frei! Tier *B*

stellte nun eine normale *Hydra* dar, an deren Stiel ein kleiner Höcker noch einige Tage von dem früheren Zusammenhange zeugte, Tier *A* haftete mit seiner eigenen Fußscheibe der Unterlage an und hatte die „Brücke", den unteren Teil seines ehemaligen Körpers, wie einen „Stumpf" anhängen. Dieser Stumpf machte gleichsam tastende Bewegungen, konnte sich jedoch nicht anheften mangels einer Fußscheibe. Das Cölenteron des Stumpfes war noch beträchtlich weiter, d. h. im Querschnitt von größerem Durchmesser im lichten, als das Cölenteron des Stieles.

So war nun zwar auch Tier *A* frei, unterschied sich jedoch von einer normal gestalteten *Hydra* noch sehr wesentlich durch den Besitz dieses vorerst höchst unnützen Anhanges. Dem Organismus des Tieres, der soeben die teilweise Längsspaltung und die Querdurchtrennung glücklich bewerkstelligt hatte, war eine neue Aufgabe gestellt in der Beseitigung oder anderweitigen Verwendung dieses „Stumpfes". Auch diese Aufgabe wurde vom Organismus gelöst: eine Woche nach der Durchtrennung, am 7. Juli, hatte sich am Ende dieses Stumpfes eine Fußscheibe gebildet, und das Tier besaß jetzt seinerseits zwei Fußscheiben, wie ehedem das Doppeltier. Doch schon im Laufe der nächsten Tage verkürzte sich der Stumpfteil (durch Einschmelzung der Gewebe?), beide Haftscheiben kamen näher aneinander zu liegen und am 13. Juli, am 45. Tage der Beobachtung, haftete die *Hydra* mit nur einer Stelle des Stieles, mit nur einem sehr gut fassenden Fuße, der jedoch noch nicht vollkommen normal war. Im Laufe der nächsten Tage bildete sich die Fußscheibe zu einer vollkommen normalen um. Beide Hydren stellten nun normale, selbständige Tiere dar, nur besaß Tier *A* noch immer nur 5 Tentakel, während *B* durch Neubildung von zweien, kurz vor der Trennung der Tiere, die normale Tentakelzahl 6 wieder erlangt hatte.

Heute, am 18. August, dem 82. Tage der Beobachtung, haben beide Tiere je 6 normale Tentakel und unterscheiden sich in nichts von normalen Tieren. Nach vollendeter Durchtrennung bildeten beide Tiere Knospen, und zwar, bis zum 28. Juli, Tier *A* 6, Tier *B* 5 an der Zahl. Diese Töchter sowie die drei während der Teilung gebildeten Tochter-Hydren hatten bis 28. Juli, dem 60. Tage der Beobachtung, zusammen 43 Tochtertiere gebildet. Alle diese Individuen wurden unter dauernder Beobachtung isoliert aufgezogen, wobei weder an ihnen noch an den Muttertieren eine abermalige Längsteilung auftrat. Die Anzahl der Tentakel, die anfänglich bei den Tochtertieren verringert war, stellte sich bei den späteren Nachkommen und, durch verspätetes Nachwachsen, auch bei jenen wieder zur Normalzahl her. Die erste Tochter der allerersten, während der Teilung gebildeten Knospe, war vollkommen tentakellos, während sie schon frei war und, gefüttert, Nahrung aufnahm. Hierüber vielleicht gelegentlich mehr.

Wenn ich diese Beobachtungen so eingehend mitteile, so geschieht dies außer aus den oben erwähnten Gründen für ein allgemeineres Interesse auch deshalb, weil dieser Fall sehr hübsch zeigt, wie schwierig resp. unmöglich es ist, aus dem augenblicklichen Befunde einer Anormalität richtig auf ihre Entstehung zu schließen. Wäre dies schon, wie erwähnt, bei der „dreiköpfigen" und „vierköpfigen" *Hydra* kaum gelungen, so wäre es mit Sicherheit mißglückt bei einem Zustande des Tieres, wie Abb. 9 ihn zeigt[2]).

Aus eben diesem Grunde aber ist es in einigen in der Literatur mitgeteilten Fällen nicht möglich, sie mit Sicherheit als „spontane Längsteilung" anzusprechen. Wir wissen durch die Mitteilungen von Krapfenbauer, Koelitz und Koch, daß an Hungerkulturen eine Knospe mit dem Muttertiere verbunden und schließlich durch Umbildung ihrer Basis dergestalt mit ihm vereinigt bleiben kann, „daß man nicht mehr unterscheiden kann, was Knospe, was Muttertier ist". Demgemäß sind alle Fälle, bei denen die beiden Köpfe schon zur Zeit der ersten Beobachtung ein beträchtliches Stück frei sind, als nicht sicher definierbar auszuschalten. Hierher gehört, ich möchte fast sagen „leider", auch der hübsche, von Leiber beschriebene Fall. Aber gerade an dem von Leiber gehaltenen Tiere, einer *Hydra viridis*, das schließlich durch allmähliche Durchtrennung bis zur Fußscheibe zwei Individuen ergab, und, wie gesagt, wegen der „noch etwas tiefer, bis etwa in die Mitte" reichenden Spaltung ausschaltet, zeigte sich im weiteren Verlaufe der Beobachtung abermals an dem einen Kopfe eine Spaltung und Aufteilung in zwei Köpfchen mit je einer Mundöffnung und 5 resp. 6 Tentakeln! Diese Beobachtung zeigt einwandfrei, daß einheitliche Hydren in Längsteilung gehen können — leider entzog sich natürlich gerade dies wertvolle Beweisobjekt durch Tod einer weiteren Beobachtung!

Schalten, wie gezeigt, Fälle mit tiefer Spaltung als unsicher aus, so sind doch leider auch die Fälle, die, wie der meinige, von Beginn der

2) Um die Verdienste der alten Beobachter nicht zu vergessen, sei hier erwähnt, daß Trembly und Roesel vielköpfige Polypen durch wiederholte Längszerschneidung erzeugten. Roesel bildet auf Tafel 76, Fig. 5 seinen ersten so erzeugten Polypen mit drei Köpfen ab, auf Tafel 81 Monstra mit 5 und 8 Köpfen und mit mehreren Füßen, ebenfalls erzeugt durch Zerschneiden. Trembley, sein Vorgänger in diesen Versuchen, erzeugte auf die gleiche Weise Tiere mit 7 und 8 Köpfen (Taf. 11, Fig. 11). Einem dieser Tiere schnitt er nun abermals alle 7 Köpfe ab. Hierüber berichtet er (S. 246): „J'ai coupé les têtes de celui qui en avoit sept; et, au bout de quelques jours, j'ai vu en lui un prodige qui ne le céde guères au prodige fabuleux de l'Hydre de Lerne. Il lui est venu sept nouvelles têtes: et si j'avois continué à les couper à mesure qu'elles poussoient, il n'y a pas à douter que je n'en eusse vu pousser d'autres. Mais, voici plus que la Fable n'a ôsé inventer. Les sept têtes, que j'ai coupées à cette Hydre, ayant été nourries, sont devenues des Animaux parfaits, de chacun desquels il ne tenoit qu'à moi de faire une Hydre."

Spaltung beobachtet wurden, nicht ohne weiteres zweifelsfrei. Laurent und Boecker teilen mit, daß mitunter zwei benachbarte Knospen am Muttertiere miteinander verschmelzen und dann nach ihrer Loslösung den Beginn einer spontanen Längsspaltung vortäuschen, einer Längsspaltung, die sie dann im Verlaufe der Beobachtung auch vollziehen, die aber nach dem eben Gesagten nur eine „Wiedertrennung" ist.

Doch möchte ich, bei aller Skepsis, nicht so weit gehen wie Paul Müller, der hierüber sagt (S. 102): „Ob überhaupt eine Fortpflanzung durch Längsteilung vorkommt, ist nach alledem sehr zweifelhaft; bei den meisten anscheinenden Längsteilungen dürfte es sich um Regulationserscheinungen zum Zwecke der Trennung resp. Wiedertrennung von ursprünglich zwei Individuen handeln. In anderen Fällen könnten äußere Verletzungen den Anlaß bilden, wie mir z. B. sehr wahrscheinlich scheint, das Einreißen des oralen Poles beim Verschlingen ungewöhnlich großer Beute, wie z. B. großer *Chironomus*-Larven. Gegen die Annahme der Längsteilung als normale, wenn auch seltene Fortpflanzungsart spricht die von den verschiedenen Beobachtern übereinstimmend hervorgehobene lange Zeit, die für die Durchspaltung benötigt wird, und daß die Tiere meist vor der völligen Abspaltung starben." Wenngleich auch ich die Längsspaltung bei *Hydra* nicht als eine normale, selten vorkommende Fortpflanzungsart betrachten möchte[3]), so glaube ich doch, betreffs des ersten Punktes der Schulz'schen Darlegung, daß ein Fall wie der hier von mir mitgeteilte wirklich als Längsteilung einer ursprünglich als ein Tier gebildeten *Hydra* anzusprechen ist, da in meinem Falle die normale Tentakelzahl von 6 bei nur seichter Trennungskerbe zur Zeit der ersten Beobachtung vorhanden war! Bei der strengen Gesetzmäßigkeit, mit der, wie bekannt und wie mir auch durch sehr zahlreiche eigene Beobachtungen bestätigt, gerade bei *Hydra fusca* die Tentakelanlagen gebildet werden, würden im Falle einer Knospenverschmelzung sicherlich mehr als 6 Tentakel gebildet worden sein.

3) Anders steht es vielleicht mit der schon von Roesel von Rosenhof und nach ihm wohl am eingehendsten von Koelitz (Zool. Anz. Bd. 33, 1908) beobachteten Querteilung von *Hydra*. Schon Roesel faßt die Querteilung als eine normalerweise vorkommende Form der Vermehrung auf und sagt darüber (S. 525): „Nun komme ich auf die zweyte sonderbare Vermehrung unseres braunen Polyps, welche zu beschreiben ich etwas aufgeschoben habe. Es geschiehet solche durch die bereits von mir von dem oraniengelben Polyp angezeigte Theilung seines Körpers; gleichwie ich aber von diesem Polyp bemerket, daß er sich nur einmal getheilet, so habe hingegen an gegenwärtiger braunen Sorte gesehen, daß sich solche auch zwey bis dreymal zugleich theile, ja, daß sich nicht nur der alte Polyp, sondern auch die an ihm hangende Junge von einander sondern." — Es ist interessant, daß diese von namhaften späteren Autoren angezweifelte Deutung seiner Beobachtungen durch die sehr eingehenden Untersuchungen von Koelitz in vollem Umfange

Boecker beobachtete (1914, S. 300) auch direkt in 4 Fällen „fortschreitende Verwachsung der beiden Köpfe", wobei Tentakelzahlen von 10 resp. 11 Tentakeln resultierten. Übrigens ist, nach der Beschreibung und den Abbildungen von Boecker zu schließen, die Trennungskerbe zwischen den beiden Köpfchen in allen diesen durch Konkreszenz entstandenen Doppelbildungen eine tiefer einschneidende als in meinem Falle (Fig. 1). Dabei führten diese Fälle, die etwa meiner Fig. 2 entsprechen würden, zur vollkommenen Konkreszenz des Doppeltieres, — in den zu einer vollkommenen Trennung führenden Fällen hingegen waren die beiden Knospen nur etwa so weit verwachsen, daß sie dem Zustande meines Tieres im Stadium der Abb. 3 glichen![4])

So möchte ich den von mir mitgeteilten Fall als wirkliche Längsteilung ansprechen — der Anlaß zum Einsetzen des Vorganges bleibt natürlich auch hier unbekannt. Ganz einwandfreie Resultate würde man erst erhalten, wenn man, wie ich es versuchte, Hydren unter dauernder Kontrolle in Einzelkultur züchtet, die Knospung jedes Individuums verfolgt — und dann das Glück hätte, an einem so ab origine beobachteten Tiere Einsetzen und Verlauf einer Längsspaltung zu sehen. Leider blieb mir dies Glück bis jetzt versagt.

Außer diesem beobachtete ich noch kurze Zeit später zwei Hydren, „auf dem letzten Stadium normaler Längsteilung", d. h. nur noch mit einem kurzen Fußstück zusammenhängend — nach dem oben Gesagten verzichte ich natürlich (trotz gut gelungener photogr. Aufnahmen) auf diesbezügliche nähere Mitteilung.

Den Abschluß mag eine andere Warnung bilden, die die mitgeteilte Beobachtung gibt. Nur zu gern wird bei Interpretation physiologischer wie psychologischer Beobachtungen der scheinbar einfachste Weg resp. die scheinbar einfachste Kombination als die tatsächliche, als von der Natur eingeschlagen oder als Triebfeder tierischen Handelns wirksam angesehen; vielleicht illustriert der oben mitgeteilte, doch zum Ziele führende Umweg der sich teilenden *Hydra* die Irrigkeit dieser Art der Naturbetrachtung, auf die schon Roux mit etwa den folgenden Worten hinwies: „Sehen wir

---

rehabilitiert wurde, indem dieser Autor zu dem Schlusse kommt, daß „Nach meinen Beobachtungen anzunehmen ist, daß die Hydren sich der Querteilung als natürlicher Vermehrungsart bedienen" (S. 535) — und, in einem Nachtrag (S. 783) „Daraus ist zu schließen, was auch schon von Nusbaum ausgesprochen wurde, daß nämlich Querteilung bei *Hydra* das ganze Jahr hindurch als ungeschlechtliche Vermehrungsart neben der Knospung eine gewisse Rolle spielt". Über äußere oder innere Anlässe zum Einsetzen dieser Erscheinung vermag auch dieser Autor nichts zu eruieren. Ist es nicht eigenartig, daß über einen seit mehr als 150 Jahren bekannten Prozeß an einem so häufigen Laboratoriumstiere so wenig bekannt ist?

4) Vgl. hierzu auch Boecker 1915, S. 608.

in einem Falle für die ursächliche Bildung mehrere Möglichkeiten, so werden wir geneigt sein, die uns am einfachsten erscheinende Wirkungsweise als die tatsächlich wirksame anzusehen. Diese durchaus verbreitete Anschauung, daß das Einfachste auch das Wahrscheinlichste ist, muß sich jedoch bei der Erforschung des Organischen schon deshalb als falsch erweisen, weil wir die organischen Gestaltungsprinzipien nicht genügend kennen, um zu beurteilen, was für sie das Einfachste ist."

Literatur.

Obgleich ich zurzeit noch nicht alle nachstehend angeführten Arbeiten im Original einsehen konnte, möchte ich doch eine vollkommene Zusammenstellung aller Literaturstellen über Längsteilung bei *Hydra* geben, da eine solche bisher noch nicht vorliegt. Nur in dem Literaturverzeichnis der schönen Arbeit von Paul Schulze sind unter den anderen auch die nachstehenden Arbeiten alle aufgeführt — doch verlieren sie sich hier zwischen den anderen (174!) Nummern des Literaturverzeichnisses.

1744. Trembley, A., Mém., pour servir à l'Histoire d'un genre de Polypes d'eau douce, Leiden (S. 201; Taf. 10, Fig. 5).

1755. Roesel von Rosenhof, A. J., Insektenbelustigungen. 3. Teil, Nürnberg (S. 499 u. 538; Taf. 82, Fig. 8).

1842. Laurent, L., Recherches sur les trois sortes etc. de l'*Hydra vulgaire*. C. R. Ac. Sc Paris. Siehe den Bericht in: Froriep's „Neue Notizen" 1842, Bd. 24, Nr. 7, S. 102.

1883. Jennings, T. B., Curious Process of Division of *Hydra*, The Amer. Micr. Journ. 4.

1890. Zoja, R., Alcune Richerche morfologishe e fisiologishe sull *Hydra*. Bollettino Scientifico XII, 3 u. 4, Pavia.

1900. Parke, H. H., Variation and Regolation of Abnormalities in *Hydra*. Arch. Entw.-Mech. Bd. 10.

1906. Hertwig, R., Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra fusca*. Biol. Zentr.-Bl. Bd. 26 (S. 494).

1906. Annandale, N., The Common *Hydra* of Bengal. Mem. As. Soc. of Bengal 1, Nr. 16.

1908. Krapfenbauer, A., Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von *Hydra*. Diss. Phil. Fak. Univ. München.

1909. Frischholz, E., Zur Biologie von *Hydra*. Biol. Zentr.-Bl. Bd. 29.

1909. Leiber, A., Über einen Fall spontaner Längsteilung bei *Hydra viridis* L. Zool. Anz Bd. 34.

1909. Korschelt, E., Über Längsteilung bei *Hydra*. Ibidem.

1910. Koelitz, W., Über Längsteilung und Doppelbildungen bei *Hydra*. Ibidem, Bd. 35.

1911. Steche, O., *Hydra* und die Hydroiden. Monogr. einheim. Tiere, Bd. 3 (S. 43).

1911. Koch, W., Über die geschlechtliche Differenzierung etc. Biol. Zentr.-Bl. Bd. 31 (S. 573).

1912. Ders., Mißbildungen bei *Hydra*. Zool. Anz. Bd. 39.

1913. Müller, Herbert C., Einige Fälle von Doppelbildungen und Konkreszenz bei Hydroiden. Zool. Anz. Bd. 42.

1913. Joseph, H., Zur Frage der Längsteilung beim Süßwasserpolypen. Zool. Anz. Bd. 43.

1914. Boecker, Ed., Depression und Mißbildungen bei *Hydra*. Zool. Anz. Bd. 44.

1914. Ders., Mißbildungen bei *Hydra*. Ibidem.

1915. Ders., Über eine dreiköpfige *Hydra* etc. Ibidem Bd. 45.

1917. Schulze, Paul, Neue Beiträge zu einer Monographie der Gattung *Hydra* Arch. f. Biontologie Bd. 4, Heft 2 (S. 98ff.).

Studien über den Mechanismus der Gastrulainvagination.

Von Dr. Josef Spek.

Mit 2 Abbildungen.

Vorliegende Publikation ist ein Auszug aus dem ausführlichen Bericht über die Studien, die ich über den obengenannten Gegenstand im vergangenen Jahr (1917) gemacht habe. Da der ausführliche Bericht in einer nicht-zoologischen Zeitschrift, nämlich den kolloidchemischen Beiheften Prof. Wolfg. Ostwald's (Bd. IX, H. 10—12, S. 259—400) erschienen ist[1]) und auch eingehende Betrachtungen über spezielle kolloid-chemische Fragen, die vielleicht manchem Biologen weniger geläufig sind, enthält, erschien es mir zweckmäßig, auch an dieser Stelle einen kurzen und einfacheren Bericht zu veröffentlichen.

Meine Studien nahmen ihren Ausgang von den Anschauungen, welche sich O. Bütschli[2]) über den Mechanismus der Gastrulaeinstülpung gebildet hatte. Bütschli nimmt an, daß die Gastrulaeinstülpung auf die Weise zustande kommt, daß sich die innere Fläche der späteren Entodermpartie der Blastulawand etwas stärker ausdehnt als die äußere, und sich infolgedessen die Entodermplatte nach innen einkrümmen, einstülpen muß, so, wie jede dünne Lamelle, deren eine Fläche sich stärker ausdehnt, sich so einkrümmen muß, daß die sich stärker ausdehnende Fläche zur konvexen wird. Von den Erscheinungen, die schon Bütschli zur Erklärung einer verschieden starken Ausdehnung der beiden Flächen an der Entodermpartie der Blastula heranzog, nämlich einem stärkeren Wachstum der Innenhälfte der späteren Entodermzellen, einer aktiven Veränderung der Entodermzellen im Sinne der Anschauungen L. Rhumbler's[3]), einem Aufquellen der Innenfläche der Entodermzellen u. a., wandte ich besonders dem letztgenannten Vorgang meine Aufmerksamkeit zu. Ich fragte mich, wie weit eine an den beiden Flächen verschieden starke Wasserabsorption der Zellen der Entodermplatte an

1) Es sei mir hier gestattet, auch weitere zoologische Kreise, auf die kolloidchemische Zeitschrift und die kolloidchemischen Beihefte derselben (herausgegeben von Prof. Wolfg. Ostwald) aufmerksam zu machen. Abgesehen von einer großen Anzahl von Neuarbeiten auf dem Gebiet der reinen Kolloidchemie, hat die junge Zeitschrift auch schon viele kolloidchemische Studien über wichtige zoologisch-botanische Fragen veröffentlicht. Besonders wertvoll sind auch ihre regelmäßig erscheinenden Literaturverzeichnisse über die neuesten biologischen Arbeiten, die physikalisch-chemische Erscheinungen zur Erklärung heranziehen. Die in den kolloidchem Beiheften publizierten größeren Arbeiten sind auch einzeln im Buchhandel erhältlich.

2) O. Bütschli, Sitzungsber. der Heidelberger Akad. d. Wiss., 2. Abhandlung (1915).

3) L. Rhumbler, Arch. f. Entwmech. 14, 401—476 (1902).

der Entstehung der Gastrulaeinstülpung beteiligt ist und ob dieser Faktor mutatis mutandis auch beim Entstehen anderer Einstülpungs- und Faltungsprozesse von Zellplatten eine Rolle spielt.

Zur Grundlage der Untersuchungen wurden Versuche an Modellen, die selbsttätig, einfach durch stärkere Wasserabsorption im oben erörterten Sinne, eine Gastralainvagination und ähnliche Prozesse zustande brachten. Mein vollkommenstes Modell der Gastrulaeinstülpung sei z. B. im folgenden etwas genauer beschrieben.

Das Modell der Blastula stellt eine Hohlkugel aus Agar-Gelatine von 4,5 ccm Durchmesser und ca. 4 mm Wanddicke dar. Die Entodermpartie derselben ist auf besondere Weise aufgebaut. Sie ist nämlich etwas dicker und doppelschichtig. Ihre äußere Schicht besteht so, wie alle übrigen Teile der Blastulawand aus einer schwächer quellbaren Mischung aus 20 % Gelatine + 3 % Agar im Verhältnis von 3 : 1, ihre innere Lamelle jedoch besteht aus reiner und daher stärker quellbarer 20 %iger Gelatine.

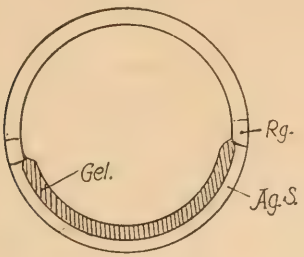
Die meiner Hauptarbeit entnommene Fig. 1 stellt mein Blastulamodell im Querschnitt dar. *Gel.* bedeutet darin Gelatinelamelle, *Ag.S.* = Agar + Gelatine-Schicht, *Rg.* = Ringzone s. w. u.

Die obere und die untere Hälfte der Blastula wurden gesondert, für sich hergestellt, dann aufeinandergesetzt und zusammengekittet. Ganz exakte Halbkugeln aus Gelatine oder Agar-Gelatine kann man auf die Weise ohne besondere Mühe herstellen, daß man zwei halbkugelige Blechschalen, eine größere und eine kleinere, in überall gleichem Abstand ineinanderschachtelt — man läßt am besten die kleinere innere mittels Holzklötzchen, die ihr am Rande von außen angekittet werden, auf der äußeren ruhen —, den Zwischenraum mit heißer Agar-Gelatine ausfüllt und diese erkalten läßt. Nach dem Erkalten läßt sich die Gallertkugel bei nötiger Vorsicht von den Blechschalen ablösen. (Einzelheiten der Technik müssen in der Hauptarbeit nachgelesen werden.)

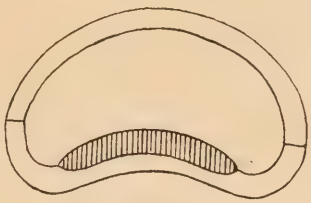
Um in die Entodermhalbkugel die doppelschichtige Platte einzusetzen, setzt man sie nach dem Herauslösen aus der Gußform wieder in die äußere Blechschale, schneidet eine ziemlich große Kugelchalotte aus ihr heraus, so daß nur ein äquatorialer Ring (*Rg.* Fig. 1) übrigbleibt, gießt in das Loch innerhalb des Ringes zunächst wieder etwas Agar-Gelatine ein und läßt sie durch entsprechendes Herumdrehen in möglichst gleichmäßiger Ausbreitung erstarren. Hierauf wird dann auf diese äußere Lamelle der Doppelschicht auf dieselbe Weise noch eine innere aus reiner Gelatine aufgegossen. — Die fertige Blastula wird durch ein eingeführtes Kapillarrohr mit Wasser gefüllt, ins Wasser gesetzt und sich selbst überlassen.

Schon nach einigen Stunden ist an ihr eine schwache Abflachung der „Entodermpartie" zu bemerken. Daß diese Formveränderung wirklich auch schon ausschließlich den besonderen Aufbau der Entoderm-

partie aus verschieden quellbaren Substanzen zur Ursache hat, und nicht etwa nur durch das Aufliegen der schwereren Entodermhälfte auf dem Boden des Gefäßes hervorgerufen wird, läßt sich am besten dadurch beweisen, daß man die Blastula an einem eingeschmolzenen Kapillarrohr aus Glas frei im Wasser aufhängt. Bei dieser Versuchsanordnung läßt sich dann auch die weitere Formveränderung der Entodermhälfte gut verfolgen. Allmählich beginnt sich diese in der Tat gegen das Blastocoel einzustülpen und die Einstülpung schreitet schließlich bis zu dem in Fig. 2 abgebildeten Endstadium fort. Bedenkt man, daß die Entodermplatte in gequollenem Zustand eine Dicke von 8—10 mm hatte und ja auch die Quellungsdifferenzen zwischen Außen- und Innenfläche nicht sehr große waren (auch die Außenfläche des Entoderms enthielt ja bei meinen Modellen 75 % Gelatine!), so muß man das Resultat als sehr befriedigend bezeichnen. Je dünner die Gallertlamellen sind, bei um so geringeren



Figur 1.



Figur 2.

Quellungsdifferenzen krümmen sie sich ein. Man denke an die Tierbilder, Heiligenbilder etc. aus ganz dünner farbiger Gelatine, die sich schon vollständig aufrollen, wenn man sie auf die Hand legt, und sie Spuren von Feuchtigkeit aus der Handfläche aufnehmen. Übrigens ließen sich die Quellungsdifferenzen an meinen Gastrulamodellen noch dadurch etwas vergrößern, daß man das „Entoderm" von außen mit einer dünnen Schicht geschmolzener Öl-Vaseline überzog und die Innenfläche der Doppelschicht vor dem Zusammensetzen der Halbkugeln mit schwachem Alkali überpinselte. Alkalien fördern die Quellung.

In analoger Weise wie die Gastrulaeinstülpung wurde dann auch eine Aus- oder Einstülpung von Längsfalten an einem Hohlzylinder aus Agar-Gelatine in hübscher Weise nachgeahmt. Das wäre also etwa die Modellierung der Einfaltung eines Neuralrohres, die Ausstülpung einer Chordafalte oder der mittleren Keimblätter etc. Auch runde kuppenförmige Ausstülpungen, etwa einer Leberausstülpung aus dem Darmrohr entsprechend, kann man an dem Agar-Gelatinerohr entstehen lassen. Bei allen Versuchen waren die sich einkrümmenden Partien doppelschichtig, und stets wurde die stärker quellbare Gelatinefläche zur konvexen Seite der Einstülpung.

Durch besondere Versuchsanordnungen konnten durch die Modellversuche auch eine Reihe von speziellen Fragen über die Mechanik der Ausstülpungs- und Faltungsprozesse eindeutig entschieden werden. So konnte für die Gastrulainvagination klargelegt werden, daß ein stärkeres Wachstum des Ektoderms nicht, wie dies früher wiederholt angenommen wurde, eine Erleichterung der Urdarmeinstülpung mit sich bringen würde. Stellt man das ganze „Ektoderm" des Blastulamodelles aus reiner stark quellender Gelatine her, die doppelschichtige Entodermplatte aber wie bei den oben beschriebenen Versuchen, so erhält man überhaupt nur eine schwache Abflachung des Entoderms. Bezüglich dieser Frage und weiterhin auch in der Frage nach etwaigen Krümmungen von Längsfalten in der Längsrichtung, nach der Entstehung von Spiral- und Ringfalten etc. verweise ich den Leser auf die Hauptarbeit.

Durch die Modellversuche wurde der Beweis erbracht, daß an all den Gallertlamellen, die in der Form den betreffenden Bildungen der lebenden Larvenkörper glichen, eine Einkrümmung (Einstülpung oder Einfaltung) im erwarteten Sinne eintreten muß, wenn die Wasseraufnahme auf der einen Seite stärker ist als auf der anderen. Dieselben Folgeerscheinungen werden sich somit auch an den Organismen abspielen müssen, wenn die einzige Bedingung der einseitig stärkeren Wasseraufnahme in die Zellplatten gegeben ist. Daß nun in der Tat auch bei den in Frage stehenden organischen Bildungen Quellungserscheinungen eine ausschlaggebende Rolle spielen, wird durch folgende zwei Hauptargumente wahrscheinlich gemacht.

Die durch Faltenbildung etc. hervorgehenden Anlagen von Organen zeichnen sich sozusagen in allen Fällen durch einen ganz spezifischen Chemismus aus, der von dem des umgebenden Mutterbodens ganz abweicht. Es ist nun ganz auffällig, eine wie große Rolle in den durch Faltung sich absondernden Organanlagen spezifischer chemischer Beschaffenheit einerseits Stoffe spielen, die ein hohes Quellungsvermögen besitzen, andererseits Stoffe, die die Quellung der Kolloide in hohem Maße steigern. Einige Beispiele seien hier auch angeführt: Unter den Hauptbausteinen der Zelle zeichnen sich einige Lipoide. Stoffe, welche in vielen anderen physikalischen Eigenschaften den gewöhnlichen Fetten nahestehen, durch besonders hohes Quellungsvermögen aus, so Lecithin und einige Cerebroside. Das Organ der Wirbeltiere, welches gerade an diesen Lipoiden den größten Reichtum aufweist, ist das Zentralnervensystem. Es entsteht durch Faltenbildung!

Ziemlich reich an Lecithin ist auch die Leber. In ihr spielen aber auch andere Stoffe, die wiederum entweder gut quellbar sind oder die Quellung anderer Kolloide beträchtlich fördern, nämlich

Kohlehydrate, Gallensäuren, Harnstoff und andere eine große Rolle im Stoffwechsel. Glykogen wurde schon in ganz jungen Leberanlagen nachgewiesen. Sehr reich an Glykogen, außerdem aber auch wieder an gewissen Lipoiden (Myelin) ist auch die fötale Wirbeltierlunge.

Die Zellen der ebenfalls durch Faltung entstandenen Chorda verraten ihren Reichtum an stark quellbaren Kolloiden schon in sehr frühen Stadien durch starke Vakuolenbildung, und von dem einen Hauptprodukt des mittleren Keimblattes, der Muskulatur läßt sich bezüglich ihres Chemismus wieder als Besonderheit angeben: Hoher Wassergehalt, Vorkommen von Stoffen, welche die Quellung am allerstärksten fördern, und Vorkommen quellbarer Stoffe. Für den Wassergehalt der Muskulatur ganz junger Embryonalstadien wird sogar die enorme Prozentzahl von über 99 angegeben. Milchsäure, ein konstantes Stoffwechselprodukt des Muskels, fördert, wie alle Säuren, die Quellung ganz bedeutend, Kalisalze, von denen die Muskeln fünf- bis sechsmal so viel enthalten wie Natriumsalze, wirken wesentlich besser quellungsfördernd als Natriumsalze.

Damit will ich die Reihe der Beispiele beschließen. Die angeführten Angaben über den Chemismus der betreffenden Organe sind nun an diesen freilich nicht schon in dem Entwicklungsstadium, wenn sie sich von ihrem Mutterboden ausstülpen oder einfalten, gemacht worden. Es ist aber kaum denkbar, daß ihre Zellen, bei ihrer Sonderung vom Mutterboden, noch vollständig indifferent, von den Zellen des Mutterbodens gar nicht verschieden sein sollen. Sie sind ja übrigens auch schon histologisch von den Zellen der Umgebung meistens zu unterscheiden. Jener spezifische Chemismus wird eben schon in den ersten Anfängen der Organdifferenzierung vorhanden sein, er wird die Ursache bestimmter Wasserabsorptionsvorgänge werden, die dann zur Einfaltung der betreffenden Organanlagen, zu ihrer Sonderung vom indifferenten Mutterboden führen. Speziellere histologische Untersuchungen haben mich in einem Falle, nämlich bei der Ausstülpung der Leberanlage der Gastropoden *(Paludina fasciata)* aus dem Urdarm hievon überzeugt. Im Stadium der Leberausstülpung haben die Leberzellen eigentlich schon eine spezifische Funktion. Sie sind dicht gefüllt mit Tröpfchen, die sich mit Eosin intensiv färben, und wenn man ungefärbte Schnitte mit Millon's Reagenz auf Eiweiß behandelt, gelblich werden. Es dürfte sich um einen Eiweißkörper handeln, den die Leberzellen wohl aus der Urdarmhöhle aufnehmen und vielleicht chemisch verändern. Diese Eiweißtröpfchen sind nun an der Innenseite der Zellen erstens einmal viel intensiver rot gefärbt und zweitens von kleinerem Umfange als in der äußeren, der Leibeshöhle zugewendeten Hälfte. Hier sind sie nur ganz blaß rosa, und so groß und breit, daß sie die seitlichen Zellwände ganz auseinanderdrängen. Die Leberzellen scheinen entweder von der Außenseite mehr Wasser zu absorbieren als von der mit dem viskosen

Eiweißkörper erfüllten Urdarmhöhle, oder aber erfahren die Eiweißtröpfchen in den Leberzellen eine allmähliche chemische Veränderung, so daß sie erst am Grunde der Zellen so stark quellbar werden, daß sie die von der Theorie erwartete stärkere Ausdehnung der konvex werdenden Fläche der Leberanlage mit sich bringen. Die Annahme, daß in diesem wie in ähnlichen Fällen die Wasseraufnahme in Epithelzellen von der äußeren und der inneren Fläche nicht gleich groß ist, selbst wenn im ganzen Zelleib gut quellbare Kolloide gleichmäßig verteilt sind, ist gar nicht unwahrscheinlich. Sind doch die meisten Epithelzellen schon morphologisch erkennbar, noch viel mehr aber physiologisch bipolar differenziert, so daß z. B. der eine Pol nur sezernieren, der andere nur absorbieren kann.

Der Reichtum der Organanlagen, die in vielen Fällen eine typische Ausstülpung, Einfaltung etc. erfahren, an besonders quellbaren Substanzen macht uns mit Hinblick auf Erscheinungen, die ich in der folgenden Publikation genauer besprechen will, noch eine weitere bekannte Erscheinung verständlich. Wir werden nämlich weiter unten erfahren, daß man durch jede Steigerung der Wasserabsorption (ohne schädliche Nebenwirkungen) experimentell Zellteilungen anregen kann. Dasselbe werden wir aber auch für alle die Fälle mehr oder weniger erwarten müssen, in denen das Neuauftreten von gut quellbaren Substanzen im Stoffwechsel eine stärkere Wasseraufnahme mit sich bringen muß. Und in der Tat sehen wir in sehr vielen Fällen an den in Frage stehenden Organbildungen lokal begrenzt starke Zellvermehrungen auftreten, die den Einstülpungsprozeß sehr verschleiern können, aber auch in extremen Fällen nicht allein, d. h. ohne Beteiligung der oben besprochenen mechanischen Faktoren, die Absonderung der Organanlagen vom Mutterboden herbeiführen dürften. Interessanterweise sind auch durch starke Zellwucherungen entstandene pathologische Neubildungen wie Carcinome, Sarcome etc. reich an stark quellbaren oder quellungsfördernden Stoffen. —

Das wichtigste Argument zum Beweise der Richtigkeit der vorgebrachten Theorie des Einstülpungsmechanismus ist das, daß es uns möglich ist, die normalerweise stattfindenden Quellungserscheinungen an den sich einkrümmenden Zellamellen experimentell zu verändern und neue, anormale Quellungsprozesse herbeizuführen, und daß dieser Beeinflussung der Quellungserscheinungen stets eine bis in die kleinsten Einzelheiten der theoretischen Erwartungen entsprechende Modifikation des Einstülpungsprozesses selbst folgt.

Die Quellung läßt sich in hohem Grade beeinflussen durch Zusätze löslicher Stoffe zum Wasser. Die neuere Kolloidchemie hat da eine große Reihe von Gesetzmäßigkeiten aufgedeckt, von denen einige für uns besonders wichtige hier mitgeteilt seien.

Die Kolloide quellen in verdünnten Säuren und Alkalien viel stärker als in reinem Wasser. Für biologische Verhältnisse viel wichtiger ist aber, daß auch die Neutralsalze einen starken Einfluß auf die Quellung ausüben. Die Salze lassen sich in eine in den meisten Fällen übereinstimmende Reihe bezüglich der Quellungsbeeinflussung einordnen. Man spricht da von einer Quellungsreihe der Salze, oder da sich die Wirkung der Salze stets aus den Einzelwirkungen ihrer Ionen addiert, von einer Quellungsreihe der Ionen. Von den Alkalisalzen wirken z. B. am stärksten quellend die Lithiumsalze, etwas weniger die Kalisalze und am wenigsten die Natriumsalze. Erdalkalisalze wirken noch schwächer quellend bezw. stärker entquellend als die Natriumsalze. Magnesiumsalze können in absolut neutralem Medium auf die Quellung gewisser Kolloide auch recht fördernd wirken. Die Quellungsreihe der positiven Ionen oder Kationen lautet also: $Li > K > Na > Ca$.

Von den Salzen desselben Kations wirken am stärksten quellungsfördernd die Rhodanide; es folgen die Jodide und Bromide, in der Mitte stehen die Chloride, und Sulfate wirken in nicht allzu minimalen Konzentrationen stets beträchtlich entquellend. Die Anionenreihe lautet also: $SCN > I > Br > Cl > SO_4$. — Jeweils müssen gewisse Nebenumstände, so besonders die Reaktion des Mediums noch berücksichtigt werden, doch von der Besprechung dieser z. T. sehr komplizierten Verhältnisse können wir hier absehen.

Verändert man nun z. B. die Zusammensetzung des Seewassers, das etwa Seeigellarven enthält, indem man — sagen wir — noch stark quellungsfördernde Lithiumionen hineinbringt, so wird sich eine Steigerung der Wasserabsorption in denjenigen Zellen geltend machen, in welche das Lithium überhaupt eindringt. An Blastulen des Seeigels ist die Durchlässigkeit der zukünftigen Entodermzellen größer als die der Ektodermzellen, wir werden also auch in ihnen in erster Linie die Lithiumwirkung zu erwarten haben. Ist uns nun auch ein Mittel gegeben die Wirkung des Lithiums (oder anderer Salze) mehr oder weniger auf die Außenhälfte der späteren Entodermzellen zu lokalisieren, so wäre gerade im Falle des Lithiums ein seltsamer Zustand gegeben. Weil nämlich die äußere Fläche der Entodermzellen stärker aufquellen würde als die innere, müßte, wenn unsere Einstülpungstheorie richtig ist, die Urdarmeinstülpung in verkehrter Richtung stattfinden.

Eine Lokalisation der Salzwirkungen auf die äußere Hälfte der Zellen muß nun in der Tat in allen den Fällen eintreten, wenn die Salze auf die Eiweißkörper und Lipoide der Zellen fällend wirken. Lassen nämlich die Salze in den Zellen einen oberflächlichen Niederschlag entstehen, so verhindert dieser oder erschwert doch wenigstens das weitere Eindringen aller im Außenmedium gelösten Substanzen also auch der Ionen des betreffenden Salzes selbst. Die Ausflockungen

der Zellkoloide dürfen hiebei natürlich nicht allzu stark werden, sonst würden sie ja die Zellen töten. Daß eine solch feine sich noch in physiologischen Grenzen bewegende Fällung der Zellkolloide in der Tat durchlässigkeitsvermindernd wirkt, wird durch eine große Reihe experimenteller Befunde aus dem Gebiet der physikalischen Chemie der Zellen und der Gewebe wahrscheinlich gemacht. Fällungs- und Quellungserscheinungen sind überhaupt zwei sehr wichtige Faktoren bei den physiologischen Veränderungen des lebenden Plasmas, — das ist eine Erkenntnis, die fast durch jede neue experimentelle Arbeit auf diesem Gebiete gestärkt wird. —

Auch ein genaueres Studium der Fällung der Kolloide durch Salze, Säuren und Basen hat interessante Gesetzmäßigkeiten ergeben. Die „Fällungsreihen" der Ionen haben viel Ähnlichkeiten mit den oben besprochenen „Quellungsreihen". Für die Anionen gilt unter Umständen sogar dieselbe Fällungsreihe $SCN < J < Br < Cl < SO_4$. Wichtig ist für uns dann aber, daß auch die Rhodanide stark fällend wirken, wenn Calcium mit im Medium enthalten ist, was ja in physiologischen Salzlösungen stets der Fall ist. Für die Kationen gilt die Reihe: $K < Na < Li < Ca$. — Säuren wirken auch fällend, doch dringen nur die organischen für gewöhnlich in die Zellen ein. —

Der Kernpunkt der ganzen Erörterungen ist nun folgender. Finden wir bei einem Salze die beiden Eigenschaften quellungsfördernd und fällend vereinigt, so müssen wir ihm die Fähigkeit zuschreiben, dem Meerwasser, in dem sich Larven entwickeln, zugesetzt an diesen unter geeigneten Umständen eine Umkehrung von Einstülpungsprozessen hervorzurufen. (Im unveränderten Seewasser sind solche Salze nicht enthalten.) In extremer Weise müssen wir eine solche Wirkung von den Lithiumsalzen[4]) und den Rhodaniden erwarten. — Gleichsinnig mit dem Zusatz eines fällend und quellend wirkenden Salzes muß natürlich die Entfernung eines im Meerwasser enthaltenen Salzes, welches fällend und entquellend wirkt, also z. B. der Sulfate, sein.

In den neunziger Jahren hat C. Herbst[5]) sehr eingehende Untersuchungen über die Wirkung verschiedener Salzlösungen auf die Entwicklung der Seeigellarven angestellt. Ihre Resultate enthalten in sämtlichen Punkten eine vorzügliche Bestätigung aller unserer obigen Kalkulationen.

So erhielt C. Herbst durch Zusatz irgendeines Lithiumsalzes zum Meerwasser Seeigellarven mit nach außen angelegtem Urdarm,

4) Selbst Lithiumsulfat wirkt in den geringen Konzentrationen, in denen es die Zellen noch gut vertragen, quellungsfördernd. Erst von etwas höheren Konzentrationen angefangen wirkt es dann quellungshemmend.

5) C. Herbst, Zeitschr. f. wissensch. Zool. **55**, 446—518 (1892), Mitteil. der zool. Stat. Neapel **11** (1893), Arch. f. Entwmech. **2** (1896); **5** (1897); **9** (1900); Habilitationsschrift (Leipzig 1901); Arch. f. Entwmech. **17** (1904).

typische „Exogastrulae". Ebenso wird im Rhodankaliumseewasser jede Einstülpung des Urdarmes von *Asterias*-Larven unterdrückt. (Bezüglich meiner Deutung dieser „Mesenchymblastulen" aus den Rhodankaliumlösungen verweise ich den Leser auf die Hauptarbeit, S. 384.) Rhodanlithium wirkt offenbar wegen seiner zu starken Fällungskraft tödlich, Rhodannatrium wurde nicht untersucht.

Exogastrulen erhielt C. Herbst noch durch einen Zusatz von Natriumbutyrat zum Seewasser und durch Weglassen des Magnesiums aus dem Seewasser. Die Wirkung des Natriumbutyrates ist so zu erklären, daß es sich hydrolytisch in freie Buttersäure und Natronlauge spaltet. Natronlauge dringt nicht in die Zellen ein, die lipoidlösliche Buttersäure hingegen ja. Bei ihr finden wir wieder die beiden Eigenschaften fällend und quellend vereinigt.

Die Wirkung des Magnesiummangels ist etwas komplizierter. Sie beruht auf dem Vermögen von Magnesiumchlorid in nicht zu hohen Konzentrationen die Fällung von Eiweißkörpern durch andere Salze zu verhindern. Magnesiummangel muß daher eine allgemeine Steigerung der Fällungswirkung der Seewassersalze bewirken. An einer solchen Fällung müßten natürlich die an Menge weit überlegenen quellungsfördernden Chloride den Hauptanteil haben. Es wird also an der Außenfläche der Entodermplatte der Seeigellarve ein Niederschlag von vorwiegend quellungsfördernden Ionen entstehen, der dann eben wie in den obigen Fällen die Exogastrulation (bisweilen auch ein Exostomadaeum) veranlaßt. Auch durch eine Temperaturerhöhung läßt sich eine solche allgemeine Fällungssteigerung und damit auch Exogastrulation erreichen (H. Driesch)[6]).

Im normalen Seewasser scheinen vorwiegend die Sulfate, die ja auch im Reagenzglas schon bei viel geringerer Konzentration zu fällen beginnen, eine Niederschlagsbildung in den äußeren Hälften der Blastulazellen der Entodermregion zu veranlassen und so eine Entquellung derselben zu bedingen. Bei Sulfatmangel bleibt diese aus und die Urdarmeinstülpung wird dadurch erschwert oder sogar Exogastrulation hervorgerufen. (Es geht hieraus hervor, daß auch die Anwesenheit der Mg-Ionen des normalen Seewassers die Sulfatfällung nicht verhindert. Magnesiummangel wird ja dann zwar auch die Sulfatfällung stärker werden lassen, doch kann diese Steigerung bei dem geringen Gehalt des Meerwassers an Sulfaten nur geringfügig sein.)

Außer der Urdarmbildung werden auch andere Einstülpungsprozesse durch bestimmte Salzwirkungen beeinflußt. So gibt W. Schimkewitsch[7]) an, daß sich die Statocyste der Cephalopodenembryonen in Li-Seewasser nach außen, statt nach innen anlegt und Ch. Stock-

6) H. Driesch, Mitt. d. zool. Station Neapel **11**, 222 (1893).
7) W. Schimkewitsch, Zeitschr. f. wissensch. Zool. **67**, 491 (1900).

ard[8]) fand, daß an *Fundulus*-Embryonen im Lithium-Seewasser — vorausgesetzt, daß sie sich überhaupt bis zu diesem Stadium entwickeln —, jede Einstülpung von Augenlinsen unterbleibt. —

Es bleibt mir jetzt nur noch übrig, aus der Fülle von Einzelbeobachtungen, welche C. Herbst an seinem Versuchsmaterial gemacht hat, und welche auch in meiner Hauptarbeit zur Besprechung gelangt sind, einige Beispiele anzuführen, die geeignet sind, zu beweisen, daß die hier besprochenen Salze wirklich in der angenommenen Weise wirken.

Die starke Quellungssteigerung bei Lithiumbehandlung äußert sich an den Seeigel-Exogastrulen schon in der beträchtlichen Dicke des Exodarmes. Dasselbe gilt auch für die Rhodankaliumlarven und schließlich auch für die Larven aus dem sulfatfreien Meerwasser, dem also ein entquellendes Ion fehlt. Daß auch in anderen Fällen eine starke Quellungsförderung der Hauptfaktor bei spezifischen Wirkungen der Lithiumsalze und der Rhodanide ist, werde ich auch in der nächstfolgenden Publikation zeigen können. Für die Lithiumsalze geht sie in unzweifelhafter Weise auch aus den oben zitierten Untersuchungen Stockard's an *Fundulus*-Embryonen hervor, an denen eine ganz beträchtliche Vergrößerung der jedenfalls irgendwelche Eiweißkörper enthaltenden Furchungshöhle, eine starke Aufblähung derselben, stattfindet, wenn das Seewasser Li-Salze enthält. Wie schon erwähnt wurde, sprechen viele Beobachtungstatsachen dafür, daß durch oberflächliche Ausfällung der Zellkolloide durch Salze die Zellen undurchlässiger werden für die im Außenmedium gelösten Stoffe. Reagenzglasversuche haben dann auch gelehrt, daß bei Zusatz eines Salzes, das wie Lithiumsalze selbst stark fällend wirkt, zu einer anderen Salzlösung, also etwa Meerwasser, auch das Fällungsvermögen der anderen Salze gesteigert wird. Das wäre nun bei den Zellen ein weiterer Faktor, der bewirken würde, daß bei Lithiumzusatz die anderen Salze des Meerwassers schwer in die Blastulazellen oder durch die Zellen in das Blastocoel gelangen können. Dies macht sich nun bei den Calciumsalzen an den Seeigellarven sogleich in auffälliger Weise bemerkbar. Gelangen nämlich zu wenig Calciumsalze in das Blastocoel und die Mesenchymzellen, so reicht der Kalkvorrat nicht mehr aus zur Anlage eines normalen Skelettes; und in der Tat ergab sich in Herbst's Versuchen, daß den Lithiumlarven jede Spur eines Kalkskelettes fehlt.

Bringt man Larven, die eine Zeitlang im Lithiumseewasser gehalten wurden, noch vor der Urdarmbildung in reines Seewasser zurück, so entwickeln sie sich auch zu Exogastrulen. Das Lithium wirkt nach, denn es kann aus der Niederschlagsbildung in den Zellen nicht so leicht wieder herausdiffundieren. Es übt seine quellungs-

8) Ch. Stockard, Journ. exp. Zool. 3, S. 107 (1906).

fördernde Wirkung auch weiter aus. Zu neuen Niederschlagsbildungen kann es aber nicht mehr kommen.

Jetzt werden die anderen Salze des Meerwassers nicht mehr schwerer als normalerweise in und durch die Zellen eindringen. Ja durch die gequollenen Zellkolloide werden sie sogar leichter durchdiffundieren, so wie auch im Reagenzglas gelöste Stoffe um so rascher durch eine Gallerte diffundieren, je wasserhaltiger diese ist. C. Herbst fand auch wirklich in den ins Seewasser zurückgebrachten Li-Larven häufig ein ganz bedeutend entwickeltes Kalkgerüst. Jetzt war also sogar mehr Kalk als normalerweise in die Mesenchymzellen gelangt!

Eine Verminderung der Permeabilität der Blastulazellen kann unter Umständen auch bewirken, daß osmotisch wirksame Substanzen des Blastocoels aus diesem schwerer entweichen können und somit der osmotische Druck im Blastocoel noch höher wird. Andererseits wird dann eine Permeabilitätssteigerung zu einer Verminderung des osmotischen Druckes des Blastocoels führen. Bei Entfernung des stark fällend wirkenden Sulfations aus dem Meerwasser ist im Sinne der obigen Ausführungen eine solche Steigerung der Permeabilität und damit eine Verminderung des osmotischen Druckes zu erwarten, und wir sehen auch, daß in den SO_4-freien Zuchten von *Asterias*-Larven mehr oder weniger auffallend faltige, schlaffe Larven entstehen. Magnesiummangel hingegen bewirkt durch die allgemeine Fällungssteigerung eine Erhöhung des osmotischen Druckes im Blastocoel, so daß die Blastulae stets eine straff gespannte Wandung haben.

Experimentelle Beiträge zur Physiologie der Zellteilung.

Vorläufiger Bericht.

Von Dr. Josef Spek.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

In der Literatur ist schon wiederholt — freilich nur ganz nebenbei und mit nicht gerade sehr präzisen Begründungen — die Vermutung ausgesprochen worden, daß eine gesteigerte Aufnahme von Wasser in die Zellen diese zu regeren Zellteilungen veranlaßt. Es hat dann aber auch an Vertretern der entgegengesetzten Ansicht nicht gefehlt, die sagten, daß gerade eine Wasserentziehung bei den meisten Anregungen von Zellteilungen der ausschlaggebende Faktor sei.

In meiner im vorhergehenden Aufsatz zitierten Arbeit über die Ursachen der Gastrulainvagination hatte ich auch schon Gelegenheit dieses Problem theoretisch zu erörtern[1]) und ich zählte dort die

1) Josef Spek, Kolloidchem. Beihefte, 9, S. 316ff. (1918).

experimentellen Befunde anderer Autoren auf, die meiner Ansicht nach dafür sprachen, daß eine Steigerung der Wasserabsorption, eine gesteigerte Aufquellung der Zellkolloide, Zellteilungen eintreten lasse, und daß auch normalerweise die Zellteilung von diesen Veränderungen der Plasmakolloide begleitet sei. Was mir hiefür sprach, war — kurz rekapituliert — folgendes:

1. Nach der Befruchtung und bei jedem Teilungsschritt bei der Furchung findet eine beträchtliche Steigerung der Durchlässigkeit der Zellen statt, die sich bei Berücksichtigung aller Nebenumstände am einfachsten durch eine in diesen Stadien gesteigerte Wasserabsorption der Zellen erklären ließe[2]). 2. Bei der Zellteilung findet bisweilen (leicht nachweisbar bei beschalten Rhizopoden; große Volumunterschiede auch bei gewissen Endothelzellen) eine ganz beträchtliche Volumvergrößerung der Zellen statt, die so rasch erfolgt, daß sie nicht durch Vermehrung organischer Substanz verursacht worden sein kann. Auch für Furchungszellen liegen Beobachtungen vor, die für einen während der Zellteilung vorübergehend erhöhten Innendruck (Quellungsdruck) sprechen und 3. fällt es auf, eine wie große Rolle unter den parthenogenetisch wirkenden Substanzen Stoffe spielen, welche die Quellung der Kolloide mächtig zu fördern vermögen. Besonders wichtig ist diesbezüglich eine Arbeit von R. Lillie[3]), die beweist, daß auch eine Parthenogenese mit reinen Salzlösungen (Natrium- und Kaliumsalzen), um so besser und leichter gelingt, je stärker diese Salze die Quellung begünstigen[4]).

Absolut beweisend und ganz eindeutig waren diese Beobachtungen noch nicht, und ich versuchte daher durch eingehende experimentelle Untersuchungen, die Beweisführung auf eine sichere Basis zu stellen. Über die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen will ich hier in aller Kürze berichten. Die Hauptarbeit wird in den kolloidchemischen Beiheften Prof. Wolfg. Ostwald's erscheinen.

Der leitende Grundgedanke bei meinen Arbeiten war folgender: Wie wir in der vorigen Publikation S. 18 u. 19 schon sahen, läßt sich die Quellung der Kolloide in hohem Grade sowohl fördernd, als auch hemmend durch Salze beeinflussen. Die Wirkung der Salze auf die Quellung addiert sich aus den Einzelwirkungen ihrer Ionen. Sowohl die Kationen als auch die Anionen ordnen sich ganz gesetzmäßig in bestimmte „Quellungsreihen" ein (s. o. das Genauere). Diese Reihen lauten: Li > K > Na > Ca und Rhodanid > Jodid > Bromid > Chlorid > Sulfat. Am vorderen Ende der Reihe stehen die stark quellungsfördernden Ionen, am hinteren die entquellend wirkenden. Es ließ sich nun erwarten, daß sich auch die Zellteilungen nach diesen

2) Literatur auch über die folgenden Punkte siehe in der zit. Gastrulaarbeit.

3) R. Lillie, Amer. Journ. of Physiol. 26, 106 (1910).

4) Diese Deutung wurde diesen Befunden von R. Lillie selbst noch nicht gegeben. Siehe J. Spek, l. c. S. 320.

Ionenreihen durch Salzzusätze zum natürlichen Medium der Zellen beeinflussen lassen, wenn wirklich eine gesteigerte Wasserabsorption der Zellen Zellteilungen anregte. Diese Erwartung hat sich in überzeugender Weise bestätigt.

Die Versuche wurden mit Kulturen von *Paramaecium caudatum* ausgeführt. Das Kulturmedium waren Heuinfusionen, die durch 10 Minuten langes Aufkochen alten Heues erhalten wurden. Die Kulturen wurden stets mit einzelnen Schwestertieren angesetzt, d. h. ein Schwestertier wurde in Heuinfusion + Salzzusatz gesetzt und ein zweites zur Kontrolle in reine Infusion. Die Kulturen wurden mindestens jeden zweiten Tag, oft aber auch jeden Tag gewechselt und dabei mit Hilfe langer feiner Glaskapillaren unter der Präparierlupe gezählt. Es wurden immer alle Tiere weitergeführt und die Kulturen, je nach dem, wie rasch sie sich entwickelten, am vierten bis siebenten Tag abgebrochen. Ich legte größeres Gewicht darauf die Versuche auch mit möglichst verschiedenem Material auszuführen und damit die gewonnenen Resultate auf ihre Allgemeingültigkeit zu prüfen, als eine oder wenige Linien monatelang zu züchten und etwaige periodische Schwankungen in ihrem physiologischem Verhalten festzustellen, so wie das einige amerikanische Forscher (Woodruf, Calkins u. a.) gemacht haben, die auch schon einige Salze auf ihre Einwirkung auf die Teilungsgeschwindigkeit von Infusorien (besonders *Paramaecium* und *Gastrostyla*) untersuchten. Solche periodische oder „rythmische" Schwankungen, die dann physiologischen Gesetzmäßigkeiten der Versuchszellen zugeschrieben werden, könnten nach meinen Erfahrungen unter Umständen doch nur (wenigstens zum Teil) durch allmähliche, wenn auch noch so geringfügige Änderungen in der Beschaffenheit der verwendeten Kulturmedien, die auch bei noch so genau eingehaltener Gleichheit der Herstellungsmethode eben doch nicht immer gleich ausfallen können, hervorgerufen werden.

Auch gegen die Methode der genannten Forscher, die Salze in ihren reinen Lösungen kurze Zeit auf die Infusorien einwirken zu lassen (eine längere Einwirkungsdauer vertragen die Tiere meist nicht), und sie dann in reine Infusion zu übertragen, habe ich meine Bedenken. Zwar ist ja natürlich auch das von Interesse, zu wissen, wie ein solcher kurzer Aufenthalt in Salzlösungen nachwirkt, aber einfache Versuchsbedingungen werden durch diese Versuchsanordnung nicht geschaffen. 1. Kann nämlich das Fehlen der Salze der normalen Umgebung des Infusors in der betreffenden reinen Salzlösung schon allein eventuell einen ebenso großen Einfluß auf die Zellteilung ausüben wie das Hinzukommen neuer Ionen. 2. Kann das betreffende Salz, wenn es in reiner Lösung wirkt, in der nach vielseitigen Erfahrungen die Durchlässigkeit der Zellen eine viel höhere ist als in Lösungen mehrerer Salze, auch viel stärkere Zustandsänderungen in

den Zellen hervorrufen, die leicht die Grenze des physiologisch Normalen überschreiten und hiedurch schon zu negativen Resultaten führen können. Es ist somit kein Wunder, daß Woodruff[5]) bei öfters wiederholter kurzer Einwirkung seiner Lösungen von Kaliumphosphat Kaliumchlorid, Kaliumbromid, Natriumchlorid und Kaliumsulfat überall negative Teilungszahlen gegenüber der Kontrolle (Versuchstier: *Gastrostyla*) erhielt, während er bei einmaliger Behandlung der Tiere mit diesen Salzen bei bestimmten Konzentrationen als Nachwirkung einen schwachen positiven Ausschlag bekam. Auch schon die Übertragung der Tiere aus der reinen Salzlösung in die Infusion könnte übrigens irgendwie als „Reiz" auf die Teilungsgeschwindigkeit einwirken. Schließlich muß bedacht werden, daß schwer eindringende Salze bei kurzer Einwirkung vielleicht überhaupt nicht in die Zellen gelangen.

In meinen Versuchen ließ ich die zur Infusion zugefügten Salze dauernd einwirken. Sie wurden in einer Menge von 0,6—1,5 ccm (in den meisten Versuchen 1,0 ccm) einer 0,3 m Lösung zu 19 ccm Heuinfusion zugefügt. Da eine Heuinfusion (nach Angaben von Estabrook[6]), wenn nach dessen Methode hergestellt) einen osmotischen Druck von 0,44 Atmosph. hat, waren alle meine Salzinfusionen gegenüber der Kontrolle schwach hypertonisch.

Salze, die wie Phosphate auch chemisch auf den Stoffwechsel der Zellen einwirken dürften, habe ich in meine Versuchsreihen nicht einbezogen. —

Wenden wir uns nun der Besprechung der Hauptresultate der Versuche zu! Nach meiner oben besprochenen Arbeitshypothese waren die stärksten und entscheidendsten Resultate von Salzen zu erwarten, deren Ionen (oder doch wenigstens ein Ion) am einen oder am anderen Ende der Quellungsreihe stehen. Für eine starke Teilungsförderung kamen also in erster Linie in Betracht Lithiumsalze einerseits und Rhodanide andererseits. Ich begann meine Versuche mit Lithiumchlorid.

Tabelle 1 gibt die Zählungsergebnisse von fünf Lithiumchloridversuchen wieder, die beliebig aus einer Serie von 23 Versuchen mit diesem Salze, die alle im Winter 1917 ausgeführt wurden, ausgewählt sind. In allen Tabellen werden die Zahlen der ersten, zweiten, dritten u. s. w. Rubrik (von links nach rechts) die Zahl der Tiere in den Kulturen am 1., 2., 3., u. s. w. Tag bedeuten. A bedeutet stets die behandelte, a die unbehandelte Kultur. Werden unter der gleichen Nummer, also z. B. KSCN 7 A und a, B und b, C und c angeführt, so heißt das, daß alle diese Versuche mit Schwestertieren ausgeführt wurden. Die Zahl unter der Versuchsnummer gibt an, wie viele ccm einer 0,3 m Salzlösung zu 19 ccm Heuinfusion zugesetzt wurden.

5) L. L. Woodruff, Journ. exp. Zoology, 2, 585 (1905).
6) A. H. Estabrook, Ibidem, 8, 489 (1910).

Tab. 1. Lithiumchlorid.

LiCl 1	A	5	18	72	897	
1,0	a	4	12	23	78	
LiCl 2	A	4	8	24		745
1,0	a	4	8	45		158
LiCl 3	A	16	240	785		
1,0	a	12	29	49		
LiCl 4	A	16	257	833		
0,8	a	8	37	47		
LiCl 5	A	1	9	36	265	
1,0	a	4	16	30	95	

Wir ersehen aus den angeführten Zahlen, daß sich für Lithiumchlorid in sehr überzeugender Weise eine starke Förderung der Zellteilungen ergab, die öfters das Zwanzigfache der Kontrolle erreichte. Alle die erwähnten 23 Winterversuche mit LiCl stimmten in ihrem Endresultat ohne Ausnahme überein, alle waren stark positiv. Alle Tiere der Lithiumkulturen sahen vollständig normal aus, unterschieden sich aber in den meisten Kulturen dadurch von den Kontrolltieren, daß sie vom zweiten oder dritten Tag an deutlich dicker waren.

Da die Salzkulturen nicht mehr Bakterien enthielten als die Kontrollen, kann der erwähnte Volumunterschied nur auf die von der Theorie erwartete stärkere Wasseraufnahme der Lithiumtiere zurückgeführt werden. Sie erfolgt also auch in den schwach hypertonischen Salzlösungen, ein Beweis dafür, daß sie nicht oder doch nicht ausschließlich durch osmotische Verhältnisse bedingt wird, sondern durch die Gesetze der Quellung der Kolloide.

Nach Erfahrungen, die an anderem Material gemacht wurden, dringt das Lithiumion ziemlich schwer in die Zellen ein. Ich habe das vor allem auch auf seine stark fällende Wirkung zurückgeführt [7]). Eine oberflächliche Ausfällung der Zellkolloide muß ein weiteres Eindringen der Salzionen natürlich erschweren und das Bestehenbleiben des stärkeren osmotischen Druckes im Außenmedium begünstigen, bis schließlich die in so schwachen Konzentrationen etwas langsam erfolgende Quellungsförderung durch die Lithiumionen alle anderen Wirkungen an Stärke absolut übertrifft. Ich erwähne nochmals, daß die bedeutende Volumzunahme meist erst am zweiten oder gar dritten Tag eintrat, und, wie auch Versuch 2 und 5 zeigen, trat öfters in den ersten Tagen sogar eine Verminderung der Teilungszahl gegenüber der Kontrolle ein, was sich auch aus den erwähnten physikalischen Eigenschaften des Lithiums erklärt.

7) J. Spek, Kolloidchem. Beihefte 9, 259 (1918).

Es erscheint mir zweckmäßig hier gleich einige Versuche mit Rhodankalium anzuschließen, um zu zeigen, daß ein Salz, das dieselben oder doch sehr ähnliche physikalische Eigenschaften hat wie LiCl, auch dieselben physiologischen Wirkungen ausübt.

Tab. 2. A. Rhodankalium.

KSCN 1	A	4	67	373	958	
1,0	a	3	30	41	89	
KSCN 2	A	5	63	307	1830	
0,9	a	4	33	58	399	
KSCN 3	A	8	68	83	512	1012
0,65	a	4	22	25	70	128
KSCN 4	A	4	54	342	1315	
1,0	a	6	81	125	133	
KSCN 5	A		46	407	600	
0,8	a		64	125	198	

Dasselbe Resultat, wie die mitgeteilten fünf Rhodankaliumversuche, hatten noch 17 weitere, die im Winter 1917/18 angesetzt wurden. Überhaupt kein einziger Versuch mit Tieren aus den damaligen Stammkulturen, die aus Tümpelwasser mit Algen bestanden, und in die Stückchen von Steckrüben als Nährstoff für Bakterien eingelegt wurden, ergab ein negatives Resultat, alle waren absolut positiv. Auch die Rhodankali-Tiere zeichneten sich durch größere Dicke vor den Kontrolltieren aus, ohne daß die Salzkulturen bakterienreicher gewesen wären. Interessanterweise waren auch die Rhodankali-Kulturen oft, so wie das Versuch 4 und 5 zeigen, bis zum zweiten Tag negativ, um dann eine rapide Vermehrung einzugehen, genau so, wie wir das für das Lithiumchlorid feststellten und theoretisch erwarteten, hat doch auch Rhodankalium ein starkes Fällungsvermögen (bei Gegenwart von Kalksalzen) einerseits und übt andererseits einen starken fördernden Einfluß auf die Quellung aus, wobei, wie wir sehen werden, das SCN-Ion den Ausschlag gibt.

Bei einer Nachprüfung dieser Befunde über die Wirkung der Lithiumsalze und Rhodanide im Frühjahr 1918 mit Tieren aus neuangesetzten Steckrüben-Stammkulturen ergab sich, daß nur ca. 40 % der zahlreichen neuen KSCN-Kulturen die starke Vermehrung im KSCN zeigten. War das der Fall, so war auch immer die Aufquellung der Tiere wahrnehmbar. Ein hoher Prozentsatz zeigte aber nichts von einer solchen Aufquellung und Volumzunahme und die Versuche fielen dann meist sogar schwach negativ aus und blieben auch negativ. Tiere einer Linie verhielten sich, so oft auch neue Versuche mit ihnen angesetzt wurden, immer gleich, d. h. immer stark positiv oder

immer negativ; es liegt also nicht etwa bloß eine Vortäuschung falscher Tatsachen durch zufällige Verschiedenheiten der Ausgangstiere vor. Einige Stichproben mit LiCl ergaben immer dasselbe Resultat wie die KSCN-Versuche, waren also zum Teil auch negativ. Eingehende Untersuchungen ergaben, daß nicht äußere Bedingungen die Ursache der negativen Resultate waren. Es scheint vielmehr ein verschieden hoher Gehalt der Zellen oder vielleicht auch nur der Zellmembranen an nicht quellbaren Substanzen lipoider (fettähnlicher) Natur die verschiedene Empfindlichkeit der Paramaecien quellend wirkenden Salzen gegenüber zu bedingen. Sind sie in größerer Menge vorhanden, so verhindern oder erschweren sie eine stärkere Wasseraufnahme über ein gewisses Maß hinaus, außerdem aber wohl auch das Eindringen des betreffenden Salzes, so daß es dann in der hypertonischen Lösung sogar teilungshemmend wirkt. Durch eine Vorbehandlung mit Äther, durch den dann offenbar jene Lipoide teilweise herausgelöst werden (die Tiere werden glashell), gelang es mir in vielen (aber nicht allen) Fällen auch mit Tieren negativer Linien positive Rhodankali-Resultate zu erhalten.

Die Beschaffenheit des Paramaecienplasmas und damit auch dessen physikalische Eigenschaften scheinen mit den Jahreszeiten zu variieren*). Im Sommer (Juli) erwiesen sich nämlich die Paramaecien noch viel weniger quellbar als im Frühjahr, während aus Anfang September angesetzten Stammkulturen wieder 100% der Tiere in Lithium- und Rhodankalium-Kulturen positive Versuchsergebnisse lieferten. Übrigens ist auch die Nahrung in dieser Hinsicht nicht ohne Einfluß. Aufquellung und Vermehrung dieser Herbsttiere war dabei zum Teil noch nicht besonders stark (aber doch stets positiv), zum Teil aber ganz außerordentlich. Kleine, unter der Lupe leicht übersehbare Rassen wuchsen im LiCl zu den stattlichsten Exemplaren heran. Auch wurden bei neuen LiCl- sowie auch KSCN-Versuchen wiederholt in den ersten 48 Stunden aus 1 Ausgangstier 230—260 erhalten, während die Kontrolle gerade in diesen Fällen sehr wenige, nämlich 16—25 Tiere enthielt. — Bei dieser Gelegenheit soll noch erwähnt werden, daß sehr bakterienreiche Infusionen kein günstiges Medium für Lithiumversuche sind. —

Von anderen Lithiumsalzen wurden bis jetzt Lithiumbromid und Lithiumsulfat untersucht. Das Bromid wirkt — ebenfalls in 0,015 m Konzentration (auf das Gesamtvolum bezogen) zugesetzt — bisweilen auf die Tiere etwas schädigend. Man findet hie und da anormale Formen in den Kulturen. In der Regel sind aber keine solche Anzeichen einer Schädigung vorhanden und dann erfolgt auch in den LiBr-Kulturen eine starke Wasserabsorption (Größenunter-

*) Zusatz bei der Korrektur: Diese Vermutung wurde durch spätere Erfahrungen nicht bestätigt.

schied!) und Steigerung der Teilungsgeschwindigkeit wie in LiCl-Kulturen, bisweilen werden diese sogar übertroffen. Die Versuche wurden am Septembermaterial ausgeführt.

Lithiumsulfat ist nun ein Lithiumsalz, das in höheren Konzentrationen auf Kolloide entquellend wirken kann. Es übertrifft dann die Wirkung des Anions die des stark quellungsfördernden Kations. In geringen Konzentrationen aber ist (auch bei anderen Sulfaten) noch gar keine entquellende Wirkung des SO_4-Ions (z. B. auch in Gelatineversuchen) zu konstatieren und beim Lithiumsulfat kann dann sogar der fördernde Einfluß des Li-Ions auf die Quellung deutlich zum Vorschein kommen. Meine Versuche mit Lithiumsulfat, zu denen immer auch eine Kontrolle mit LiCl angesetzt wurde, ergaben für Sulfatkulturen ohne Ausnahme eine geringere Zahl als für die Chloridkulturen. Die Sulfatkulturen waren oft auch gegen die Kontrollen ohne Salzzusatz stark negativ. Waren aber die Paramaecien im LiCl besonders stark quellbar, so trat auch im Li_2SO_4 eine beträchtliche Teilungssteigerung und Aufquellung ein. Ich lasse in Tabelle 3 einige Zählungsresultate folgen.

Tab. 3. Lithiumsulfat.

Li_2So_4 1	A		10	26	
1,0	a		32	256	
Li_2So_4 1	B		16	46	
1,0	b		30	233	
LiCl 1	C		66	484	
1,0	c		30	155	
Li_2So_4 2	A		31		197
1,2	a		42		286
Li_2So_4 2	B		22		190
1,2	b		27		180
LiCl 2	C		63		1460
1,2	c		20		125

Tab. 3a. Lithiumsulfat.

Li_2So_4 3	A	101		1797	
1,2	a	67		577	
Li_2So_4 3	B	113		1600	
1,2	b	64		320	
LiCl 3	C	130		2205	
1,2	c	62		344	

Zu diesen Tabellen muß noch ein besonderer Kommentar gegeben werden. Die Versuche Li_2SO_4 1—3 waren nämlich mit Tieren angestellt, die eine stufenweise zunehmende Empfindlichkeit gegen die

Lithium-Ionen zeigten. Die des ersten Versuches zeigten im LiCl kaum einen Volumunterschied gegenüber der Kontrolle und auch die Zahlenunterschiede zwischen LiCl C und c sind noch nicht sehr groß. Wesentlich größer waren sie in LiCl 2, und schließlich LiCl 3 C zeigte sowohl eine starke Vermehrung als auch eine ganz bedeutende Dickenzunahme. Diesem Verhalten der Chloridkulturen läuft das der Sulfatkulturen vollständig parallel: L_2SO_4 1 war absolut negativ, $LiSO_4$ 2 ungefähr gleich mit seiner Kontrolle und $LiSO_4$ 3 positiv. In diesem letzten Versuch waren am 4. Tag die LiCl C-Kultur und die Kontrollen in den reinen Heuinfusionen fast ganz bakterienleer, die Bakterien hatten sich am Boden abgesetzt. In den Sulfatkulturen hingegen erfolgte dieses Absetzen erst einen Tag später, so daß ihre starke Vermehrung zum Teil auch hiedurch gefördert wurde. So hohe Zahlen erreichten aber die Li_2SO_4-Kulturen anderer Versuche überhaupt nie. —

Ich wende mich nun zur Besprechung der Versuche mit den Chloriden der übrigen Alkalimetalle, also Kaliumchlorid und Natriumchlorid. Um die Resultate dieser Versuche richtig zu verstehen, müssen wir meiner Ansicht nach außer der Quellungsbeeinflussung durch diese Salze hauptsächlich noch einen Faktor in Betracht ziehen, das Fällungsvermögen. Lithiumsalze und Rhodanide besitzen eine ganz beträchtliche Fällungswirkung. Diese bedingt meiner Ansicht nach[8]), daß diese Salze nur schwer in die Zellen eindringen und mehr oder weniger in den oberflächlichen Partien des Plasmas verbleiben. NaCl wirkt schon wesentlich schwächer fallend als LiCl, und KCl noch viel weniger; um so ungehinderter werden also diese Salze in das Zellinnere gelangen. Dies aber dürfte kaum ohne Folgen für die Beschaffenheit der Zellkolloide und auf Lebensäußerungen der Zelle wie z. B. die Zellteilung bleiben. Manches spricht mir jetzt schon dafür (soll aber später noch experimentell geprüft werden), daß die Zellteilungen um so mehr erschwert werden, je höher der Gehalt des Plasmas und vor allem auch des Zellinnern an Salzen wird. So könnte denn auch in unseren Salzversuchen dieser Faktor die Oberhand gewinnen, den Ausschlag geben, wenn die Quellungsbeeinflussung nicht allzu groß ist. Kalium wirkt auf die meisten toten und lebenden Kolloide ziemlich quellungsfördernd ein. Es fehlt aber auch nicht an Angaben, wonach in gewissen Fällen die Quellungsbegünstigung durch Kalisalze die durch Natriumsalze kaum übertrifft. Die des Natriumchlorids ist recht gering.

Das Resultat meiner KCl- und NaCl-Versuche war nun folgendes: Eine Volumzunahme (durch stärkere Wasserabsorption) wie an den Tieren der Lithium-Kulturen war an KCl-Tieren nie zu beobachten. Eine stärkere (aber nie bedeutende) Vermehrung der KCl-Kulturen

8) J. Spek, l. c.

als in ihren reinen Kontrollen fand überhaupt nur in ganz wenigen Fällen einer größeren Reihe von Versuchen statt. Die weitaus überwiegende Mehrzahl der KCl-Versuche fiel negativ aus.

NaCl ist ziemlich indifferent. Die Zahlen der behandelten und unbehandelten Kulturen schwanken in den ersten Tagen ohne wesentliche Abweichung um die Durchschnittszahl. Früher oder später werden dann aber fast sämtliche NaCl-Versuche schwach negativ. Der negative Ausschlag der KCl-Kulturen war im Durchschnitt größer als der der NaCl-Kulturen. Ob die selten erhaltenen positiven KCl- und NaCl-Kulturen durch eine Begünstigung der Wasseraufnahme des in diesen Fällen besser quellbaren Paramaecienplasmas herbeigeführt wurden, oder ob in diesen Fällen bloß zufällig die Tiere der Salzkulturen in besseren inneren Bedingungen waren, ließ sich nicht entscheiden. Tabelle 4 gibt einige Zählungsergebnisse von KCl- und NaCl-Kulturen wieder.

Tab. 4. Kaliumchlorid und Natriumchlorid.

KCl 1	A		16	40	102	NaCl 1	A		20	108	300
0,8	a		16	114	335	1,2	a		32	180	686
KCl 2	A	8	12	40	122	NaCl 2	A		17	101	443
1,2	a	6	40	200	520	1,2	a		29	120	580
KCl 3	A	8	14	90	ca. 180	NaCl 3	A		16	90	198
1,2	a	8	51	375	ca. 600	1,0	a		32	112	340
KCl 4	A	8	22	75		NaCl 4	A		91	1695	
1,0	a	14	57	330		1,0	a		60	1010	

Das negative Ausfallen der KCl- und NaCl-Versuche führe ich, wie erwähnt, auf eine allmähliche Anreicherung der Salze im Innern der Infusorienzelle zurück. Diese dürfte nach allen diesbezüglichen Erfahrungen beim KCl größer sein als beim NaCl.

Den Kochsalzversuchen schließe ich noch einige Mitteilungen über Natriumsulfatversuche an. Wir haben da ein Salz vor uns mit ziemlich indifferentem Kation und entquellend wirkendem Anion. Es soll hier nochmals wiederholt werden, daß Sulfate auf viele tote Kolloide in ganz geringen Konzentrationen schwach quellungsfördernd wirken können, und daß dann erst bei steigender Konzentration sich eine starke entquellende Wirkung einstellt. Genau dieselbe, d. h. gleichsinnige Wirkung, übte das Natriumsulfat auch auf die Teilung der Paramaecien aus. Wenige Versuche wurden mit einem Zusatz von 1,0 ccm einer 0,3 m Lösung von Na_2SO_4 zu 19 ccm Heuinfusion ausgeführt. Sie fielen schwach positiv oder mit der Kontrolle gleich aus. Dann wurden eine große Anzahl von Versuchen mit etwas höherer Konzentration (1,2 ccm der gleichen Lösung) angesetzt (LiCl wirkt in dieser Konzentration noch stark teilungsfördernd). 16 von

18 dieser Versuche fielen stark negativ aus, 2 positiv. Tabelle 5 gibt den Zahlenbeleg für das Gesagte.

In älteren Infusionen, denen Sulfalt zugesetzt ist, setzen sich bisweilen die Bakterien rascher auf den Boden ab, als in den reinen Kontrollen. Versuche mit einem solchen Bakterienunterschied wurden ausgeschieden. In Na_2SO_4 3 war die Kontrolle sogar bakterienärmer.

Zum Schluß führe ich hier noch einige Chlorcalciumversuche an. Die Vermehrung des Gehaltes der Infusionen an den stark

Tab. 5. Natriumsulfat.

Na_2So_4 1	A	5	90	502		
1,0	a	7	61	230		
Na_2So_4 2	A		7	42	182	
1,2	a		27	158	1700	
Na_2So_4 3	A		16		167	675
1,2	a		16		282	1505
Na_2So_4 4	A		8		110	398
1,2	a		9		257	1920
Na_2So_4 5	A		16		650	
1,2	a		33		1847	

dehydrierend wirkenden Calciumionen hatte in 100 % der Versuche eine bedeutende Verzögerung der Teilungen zur Folge. Ein Umstand muß aber bei den Versuchen berücksichtigt werden. Das Chlorcalcium fällt die Bakterien der Infusion oft (aber nicht immer, oder doch häufig nur unwesentlich) aus. Es kann sich ein dicker Bakterienniederschlag am Grunde des Gefäßes sammeln; die Paramaecien kriechen mit Vorliebe in diesen hinein und können sich hier ganz besonders gut herausfüttern. Auf diese Weise wird dann der Versuch inexakt, denn so wohlgenährte Tiere teilen sich ja rascher. Kulturen mit stark agglutinierten Bakterien wurden ausgeschieden.

Die hemmende Wirkung des $CaCl_2$ macht sich schon bei sehr geringen Zusätzen (0,3 ccm einer 0,3 m Lösung zu 19 ccm Infusion) geltend. Die in der letzten Reihe angeführte Kaliumrhodanidkontrolle läßt den kolossalen, diametral entgegengesetzten Einfluß des quellungsfördernden und des entquellend wirkenden Salzes schön zutage treten.

Die Hauptergebnisse der beschriebenen Versuche lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen: Die Teilungsgeschwindigkeit der Paramaecien läßt sich in hohem Grade durch Salze, die in ziemlich geringen Mengen dem normalen Medium zugesetzt werden, beeinflussen. Diese Beeinflussung erfolgt im Sinne der Quellungsreihe der Ionen. Den stärksten Einfluß üben solche Salze entweder im einen oder im anderen Sinne aus, welche ein Ion besitzen, das an einem

Ende der Quellungsreihe steht, also stark quellungsfördernd oder stark quellungshemmend wirkt, und deren zweites Ion nicht entgegengesetzte Eigenschaften hat. Es wirkt also z. B. LiCl stark begünstigend auf die Teilung der Paramaecien infolge der stark quellungsfördernden Wirkung des Li-Ions, KSCN wegen der gleichen Wirkung des SCN-Ions. Andererseits sind z. B. $CaCl_2$ und Na_2SO_4 Salze, die stark teilungshemmend wirken, da beim ersten Salz das Kation, beim zweiten

Tab. 6. Calciumchlorid.

$CaCl_2$ 1	A		21		23	34
0,7	a		30		59	389
$CaCl_2$ 2	A		31		45	359
0,7	a		60		290	1227
$CaCl_2$ 3	A		33	139		
0,8	a		65	859		
$CaCl_2$ 4	A		20	86		736
0,9	a		65	487		2520
$CaCl_2$ 5	A	4	51	57		
0,3	a					
KSCN 5	B	4	40	1000		
1,0	b	2	31	169		

das Anion am negativen Ende der Quellungsreihen der Ionen steht.

Salze, deren Ionen auf die Quellung keinen großen Einfluß ausüben, sind auch in ihrer Wirkung auf die Zahl der Teilungen ziemlich indifferent. Zum Teil dürften auch andere Faktoren von größerem Einfluß werden als die in diesem Falle schwache Veränderung der Wasserabsorption. Eine gesteigerte Wasserabsorption macht sich auch in einer Volumzunahme geltend. Trotz der wesentlich rascher aufeinanderfolgenden Teilungen kann ein bedeutender Dickenunterschied erhalten bleiben. In den dehydrierend wirkenden Salzinfusionen sind die Tiere nur in dem Fall dünner als die Kontrollen, wenn sehr bakterienarme Infusionen verwendet werden. Sind die Infusionen bakterienreich, so wird die Volumabnahme bei der ständigen Nahrungsaufnahme durch die geringere Zahl der Teilungen ausgeglichen.

Bezüglich der Beeinflussung der Zellteilungen ließ sich in vollständiger Parallelität mit den Quellungsreihen die Kationenreihe $Li > Na > Ca$ und die Anionenreihe $SCN > Cl > SO_4$ ermitteln. Bromide dürfen wir nicht ohne weiteres mit den übrigen Anionen vergleichen, weil sie schädigend wirken können, dieser Faktor also der Quellungsförderung entgegenarbeitet. Die Stellung des Kaliums in der Kationenreihe soll noch durch weitere Versuche genauer ermittelt werden.

Forels Zugeständnisse an die Tierpsychologie.

Von Privatdozent Dr. Hans Henning, Frankfurt a. M.

Ganz meine Person und meine etwaigen Vorlieben ausschaltend kann ich sagen, daß Forel's „Abwehr" an dieser Stelle (Bd. 38, Nr. 8, S. 355 f., 1918) eine Brücke zur experimentellen Psychologie schlägt.

1. Forel hatte früher geruchlich einen „Ferngeruch" (analog wie wenn wir rotes Bromgas in der Ferne sehen) von einem „Nahgeruch" unterschieden, wogegen ich zeigte, daß die Riechpartikel bei jedem Geruchserlebnis an die Riechschleimhaut gelangen müssen, und daß es eine geruchliche Fern- oder Nahakkommodation analog dem Auge nicht gebe, sondern daß Nah und Fern sekundär gesehen, erschlossen, gewußt oder erinnert sein müsse. Selbst wenn die Fährte so gepinselt ist, daß der Geruch mit der Entfernung abnimmt, kann man das Nahe riechend nicht zugleich riechen, daß in der Ferne geringere Konzentrationen sind. Darin gibt mir Forel recht; man benötige in der Tat, wie ich dies einwandte, zur Erklärung von Nah und Fern andere als geruchliche Mechanismen. So gehört also dies der Vergangenheit an.

2. Ich hatte behauptet, daß es die neurologische Stufenfolge übersehen und gesicherte Tatsachen nicht achten heißt, wenn man mit Forel annimmt, die neurologisch primitiven Ameisen denken logisch, lieben und hassen, fühlen sozial, ja sozialer als der Mensch mit seinem gewaltigen Großhirn. Darauf erwidert Forel, in der Annahme sozialer Instinkte läge keine Vernachlässigung der neurologischen Stufenfolge. Gewiß nicht, das hat auch niemand behauptet; es war vielmehr gesagt, daß das Ameisenhirn nicht dieselben Leistungen des logischen Denkens und Fühlens vollführen könne wie das menschliche Großhirn. Forel scheint mir nun darin zuzustimmen, denn er verteidigt diese der menschlichen analoge, ja überlegene Ameisenlogik und Gefühlswelt nicht mit einem Wort.

3. Ich hatte darauf hingewiesen, daß Forel bei Insekten ohne weiteres ein dem menschlichen analoges Sehen annahm. Hier stimmt Forel mir nicht zu. So weise ich von meiner Person absehend auf die Darstellung von C. Hess (in Winterstein's Handb. d. vergl. Physiologie Bd. 4, S. 652), der ausführlich zeigt, wie bei Forel „der Irrtum wiederkehrt, daß man auf Farbensinn schließt, weil die Tiere sich verschieden gefärbten Gegenständen gegenüber verschieden verhalten". Ob man der Hess'schen Theorie vom Sehen der Insekten nach Art der Totalfarbenblinden zustimmt, oder v. Frisch (dessen Versuche übrigens nicht für „relativ blausichtige", sondern für „relativ gelbsichtige" Rotgrünblindheit sprechen, ein bisher übersehener Lapsus), das ist eine andere Frage. Bei den zahllosen photochemisch

möglichen Sehprozessen darf jedenfalls keine menschliche Analogie vorausgesetzt werden, sondern es sind zwingende Versuche nötig.

4. Beim Wahrnehmungsprozeß hatte Forel darauf hingewiesen, daß die Ameisen sich infolge aufgespeicherter Vorgänge assoziativer Art orientieren; ich hatte gesagt, daß bei der Wahrnehmung zunächst die Sinnesorgane und der äußere Reiz maßgebend sind. Hierüber hat sich einigermaßen eine Verständigung gebildet. Doch meint Forel, die peripheren (im Endapparat durch Reize ausgelösten) und die zentralen (im Großhirn ausgelösten) Prozesse wären ein wildes Durcheinander. Gewiß. Ebendeshalb verlangte ich ihre Analyse beim Tiere, wie die laufende Preisaufgabe der preußischen Akademie sie beim Menschen fordert, wie die Psychologie sie allerorten erarbeitet, wie die Neurologie und Erforschung der Gehirnlokalisation (auch der Psychiater, Ophthalmologen, Otologen, Physiologen u. s. f.) sie intensiv erforscht, wie sie jetzt in zahlreichen Kopfschußstationen geprüft wird. Denn auf den Unterschied zwischen peripheren und zentralen Faktoren baut alles auf: die Theorien des räumlichen Sehens von Helmholtz wie von Hering, die neueren Arbeiten über die Lokalisation des Kontrastes, wie über die Rhythmik, die Gestalterlebnisse und zahllose Kapitel. Seit 1879 besitzen wir bereits schöne Zusammenfassungen und Bücher über den Unterschied peripherer und zentraler Faktoren; die Spezialarbeiten gehen schon in die Tausende. Das „Durcheinander" beider Faktoren ist deshalb heute nicht mehr so arg für den Kenner. Da gibt es heute keine Diskussion mehr darüber, ob man nicht auf die Analyse verzichten und die verwickelten Prozesse beliebig deduktiv deuten könne.

5. Zum Schlusse empfiehlt Forel mir die Lektüre seiner philosophischen Grundauffassung, daß Erlebnis und Gehirnmaterie ein gleiches reelles Ding sind, nur auf zweierlei Weise betrachtet. Diese Empfehlung kommt freilich an die falsche Adresse; es ist Forel entgangen, daß ich diese Schriften in führenden Zeitschriften rezensierte, und daß ich seine sämtlichen Untersuchungen in meinen Arbeiten berücksichtigte. Abgesehen davon liegt in der Empfehlung ein großes Zugeständnis: alle jene Kapitel Forel's behandeln nicht experimentalpsychologische Fragen, sondern wesentlich seine philosophische Identitätslehre von Materie und Seele. Gang und Wahl der Beispiele zeigen in seinen verschiedenen Veröffentlichungen dasselbe Gepräge. Nur die mir empfohlene Schrift (I. Kapitel des Hypnotismus) bezeichnet es als müßig, von einer Seele des Atoms (mithin seiner Konstituentien, der Elektronen und Kraftlinien) zu reden, während alle späteren Schriften diesen Punkt ausdrücklich zurücknehmen und im psychologischen Laboratorium nicht nur Menschen und Tiere als Versuchspersonen sehen wollen, sondern auch die beseelten Atome. Es ist recht bedeutsam, daß er mir jetzt gerade diejenige Schrift unter den sonst inhaltlich gleichen empfiehlt,

in der allein die Atomseele geleugnet wird. Das ist ein beachtenswertes Moment; wenn es sich auch nur um philosophische Bestimmungen handelt, so wird Forel sich viele Freunde damit unter den Psychologen erwerben.

Die andere mir empfohlene Schrift unterscheidet sich von den früheren Fassungen (unter anderem Titel) nur dadurch, daß die Mnemelehre, jene Übersetzung wissenschaftlich eingebürgerter Fachworte in neugebildete Fremdworte, hier angehängt ist. Daß noch kein einziger Psychologe (auch Semon selbst experimentell nicht) mit der Mnemelehre arbeiten konnte, daß so verschiedene Richtungen wie diejenige von Wasmann und Verworn (der die Mnemelehre in einem eigenen Kapitel seiner Monographie „Erregung und Lähmung" abweist) ebenso der Vererbungsforscher Johannsen, Teichmann u. s. f. sie verurteilen, das ist zur Genüge bekannt. Ich selbst weise nur auf die schönen Worte von Forel selber über solche Umtaufen der Fachworte, über solche Versuche, welche nach Forel vergeblich „die ganze Sprache umkrempeln, die ganze Kultur und Geschichte auslöschen und sie neu schreiben"; denn das trifft ja nicht nur die Terminologie von Beer, Bethe und v. Uexküll, sowie von Loeb und Ziegler — gegen die alle Forel sich da wandte —, sondern ebenso Semon's Versuch, die bestehende wissenschaftliche Sprache ohne Not und Anwendbarkeit in neue Kunstworte zu übersetzen. Alle diese Versuche stehen ja auf genau dem gleichen Brett.

Mit seinen Zugeständnissen, die meine Stellungnahme auch nicht in einem einzigen Punkt antasteten, sind wesentliche Streitpunkte und hoffentlich auch die dem Turmbau zu Babel ähnliche Sprachverwirrung in der Tierpsychologie aus der Welt geschafft. Es muß aber gefordert werden, daß die Fachausdrücke der maßgebenden Wissenschaft fürderhin erst dann geändert werden, wenn sie zuvor widerlegt sind.

Referate.

Carl Rabl: Über die bilaterale oder nasotemporale Symmetrie des Wirbeltierauges.

Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 90, Abt. I, S. 261—444, 5 Textabbild. und 4 Tafeln. 1917.

Die Entwicklung des Wirbeltierauges ist bisher vorwiegend an Querschnitten durch den Kopf betrachtet worden. Wichtige neue Tatsachen fand Carl Rabl an Äquatorialschnitten der Augenanlage von Säugetierembryonen. Bevor die geringste Einstülpung des primären Augenbläschens erfolgt, wuchert ventral die Wandung, wie Aquatorialschnitte zeigen, in Gestalt zweier mächtiger gegen die Ventrikelhöhle vorspringender Wülste. Da diese Wülste den später zum Netzhautinnenblatt werdenden Teil

der ventralen Bläschenwand einnehmen, ist, wie Rabl es ausdrückt, die retinale Wand der Augenblase schon auf diesem Stadium zweilappig, die Augenanlage somit bilateral oder nasotemporal symmetrisch. „Man staunt, daß diese Beobachtung nicht längst gemacht wurde." Nach Vollendung der fötalen Augenspalte sind die beiden jetzt temporal- und nasalwärts gedrückten, als Verdickungen auffallenden Lappen der Retina auf der ventrikulären Fläche durch eine Furche getrennt, der auf der vitrealen oder Einstülpungsfläche eine Leiste, die „primäre Leiste", entspricht. Nach Verschluß der fötalen Augenspalte bemerkt man an der Verschmelzungsstelle, der nunmehr dorsalen Leiste gegenüber, eine gleichartige ventrale, die „sekundäre Leiste", gleich jener in den Glaskörperraum vorspringend, und ihr entsprechend an der Außenseite des Innenblattes wiederum eine Furche. Die beiden Leisten teilen den Glaskörperraum unvollständig in eine nasale und temporale Hälfte. Zwischen Außenblatt und dorsaler und ventraler Falte des Innenblattes bleibt nach Aneinanderlegung beider Blätter je ein im Äquatorialschnitt dreieckiger Raum, am längsten dorsal, als letzter Rest der Ventrikelhöhle. Der Umriß des Augenbechers ist jetzt nahezu horizontalrechteckig geworden. Alle diese am 13 Tage alten Kaninchenembryo sehr deutlichen Merkzeichen bilateraler oder nasotemporaler Symmetrie der Retina sind beim 17tägigen Embryo bereits geschwunden, geblieben ist fast nur eine Horizontalelliptizität des Augenbechers als Nachklang der vorherigen fast horizontal-rechteckigen Form.

Während dieser Entwicklungsvorgänge betätigt der embryonale Augenbecher bilaterale Symmetrie auch in seinen vorübergehend erscheinenden Randkerben. Diese, vor einigen Jahren von Seefelder beschrieben, wahrscheinlich Breschen für Venen, die das Blut aus der Arteria ophthalmica abführen, bevor die Vena ophthalmica sich gebildet hat, liegen nämlich nicht an beliebiger Stelle, wie angegeben wurde, sondern an genau bestimmter, und zwar findet sich dorsal und ventral je eine nasale und temporale. Diese vier Randkerben und die fötale Augenspalte teilen vorübergehend am Becherrande fünf Randlappen der Retina ab.

Alle diese Erscheinungen kehren mit höchstens geringen und jedenfalls nicht grundsätzlichen Abweichungen in allen Wirbeltierklassen bei Embryonalstadien wieder.

Auch an den erwachsenen Wirbeltieraugen zeigt sich in vielem nasotemporale Symmetrie, wenn auch nicht mehr an der Retina selbst. So im Ciliarring allgemein in der Anordnung und Verteilung der Ciliarfortsätze, im Auftreten eines dorsalen und ventralen Papillarknotens bei Amphibien, in der ventralen Papille des Ciliarrings bei Selachiern, die den rudimentären Linsenmuskel trägt. Diese morphologische Symmetrie kann nicht verdeckt werden durch häufige Abweichungen, zu denen unter vielen anderen die nicht genau zentrale Stellung der Pupille des Menschen gehört. Übrigens kommt genau dieselbe Symmetrie auch dem Cephalopodenauge zu, ein Fall von Konvergenz. Das System der Netzhautgefäße läßt sich bei allen holangischen Säugetiernetzhäuten durch

eine der entwicklungsgeschichtlichen Grenzlinie zwischen temporaler und nasaler Netzhauthälfte entsprechende senkrechte Linie in zwei symmetrische Hälften zerlegen. Auf die Symmetrie der Chorioidealgefäße hat 1900 Hans Virchow aufmerksam gemacht: es gibt allgemein im horizontalen Meridian eine nasale und eine temporale Arterie, im vertikalen Meridian eine dorsale und ventrale Vene. Schließlich nimmt die Region des scharfen Sehens der Netzhaut meist deren horizontalen Meridian ein. Bei *Salamandra* fand Rabl die bislang bei diesem Tier vermißte horizontale Area auf. Darin, daß bei den meisten Wirbeltieren das Sehen in der Horizontalebene weitaus das wichtigste ist, sucht Rabl die physiologische Bedeutung der morphologischen nasotemporalen Symmetrie: die entwicklungsgeschichtliche vertikale Grenze zwischen nasalem und temporalem Sehlappen ist die Grenzebene zwischen steigender und fallender Bildgröße bei horizontaler Bewegung.

Im Verlauf der Untersuchung wurden auch mancherlei Ergebnisse zur Histogenese gewonnen. Das Pigment des Außenblattes und des Innenblattes, soweit dieses in der Pars caeca pigmentiert ist, bildet sich stets in dem Zellenteil zwischen Kern und ventrikulärer oder ursprünglich freier Fläche. — Zeitweilig treten im Opticus und im Innenblatt der Pars optica retinae zahlreiche stark färbbare Körnchen auf, wie sie Rabl früher auch an den Rändern der Öffnung des Linsenbläschens beschrieben hat. Sie sind nach Rabl nicht, wie v. Szily meinte, Produkte einer Kerndegeneration, sondern wahrscheinlich Stoffwechselprodukte der Zellen in Gebieten besonders lebhafter Zellproliferation. — Die Zellproliferation und Zahl der Mitosen ist in den beiden Lappen der Retina zur Zeit ihrer Bildung so groß wie vielleicht nur noch bei der Bildung der Neuromeren des Diencephalon und Rhombencephalon. Die Ausdifferenzierung der Netzhaut erfolgt vom Augengrunde aus nach der Peripherie hin. Ihr Beginn an der Stelle des scharfen Sehens ist eine Art Zielstrebigkeit, ein Fall unter vielen solchen. Die Zellkerne bilden eine Zeitlang deutliche Reihen senkrecht zur Fläche: jede Reihe bildet gewissermaßen eine Zellfamilie, deren älteste Glieder am weitesten basal liegen. Dasselbe fand Rabl vor langer Zeit bereits am Zentralnervensystem während der lebhaftesten Zellvermehrung, und es läßt dies auf ein allgemeines Gerichtetsein der zelligen Elemente eines Organismus schließen, ein Thema, das Rabl in einiger Zeit zu behandeln beabsichtigte, um zugleich Angriffen zu begegnen. Beim Menschen sind schon in der embryonalen Retina die Zellen viel zahlreicher und kleiner als beim Kaninchen. — Zonulafasern gehen auch von der basalen Seite von Irisepithelzellen aus. — Der Opticus verjüngt sich zeitweilig von vorn nach hinten, vermutlich infolge des Wachstums und der Ausbildung der Nervenfasern in dieser Richtung. — Genauere Angaben werden über die Genese der Opticusfaserbündel, deren Zusammenfassung teils durch Gliazellenfortsätze, teils — später — durch Bindegewebe, und so noch über manches andere gemacht.

Den aus dem Arabischen stammenden Namen Retina, der auf deutsch nicht Netzhaut, sondern so viel wie Umhang, Hülle oder

hier Umhüllung des Glaskörpers heißt, schlägt Rabl vor, für den ganzen ektodermalen Augenbecher anzuwenden Demnach hat die Retina überall zwei Blätter und zerfällt in eine Pars optica und Pars caeca, letztere in Pars ciliaris und Pars iridiaca. Das Innenblatt der Pars optica ist die Retina im engeren Sinne. — Der Ausdruck Colobom sollte auf getrennten oder unregelmäßigen Verschluß der fötalen Augenspalte beschränkt bleiben, also weder auf sogenannte Maculacolobome und das Coloboma traumaticum noch auf etwaige atypische Colobome, die auf Offenbleiben von Randkerben beruhen könnten, angewendet werden.

Es ist nicht wahrscheinlich, sagt Rabl, daß mit der nasotemporalen Symmetrie des Auges die Erscheinung der Hemianopsie zusammenhinge.

Es ist ein großes Glück für die Wissenschaft, daß es Rabl vergönnt war, diese Arbeit, deren hauptsächlichsten Inhalt er seit etwa 15 Jahren in seinen Vorlesungen vortrug, kurz vor seinem Ableben fertigzustellen. Die aufs sorgfältigste gezeichneten Abbildungen lassen auf den ersten Blick die Meisterhand wiedererkennen, die vor dreißig Jahren auch die Abbildungen zu der großen, dreiteiligen Linsenmonographie selbst zeichnete, an deren vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen die spätere Forschung nicht im kleinsten Punkte hat rütteln können.

V. Franz.

„Über Entwicklungskorrelationen und Lokalrassen bei Rana fusca."

Infolge des Krieges ist mir ein schon im März 1917 mit obiger Überschrift in dieser Zeitschrift erschienener Aufsatz von Bernhard Dürken erst kürzlich bekannt geworden. Derselbe enthält eine Polemik gegen eine meiner Arbeiten[1]). Die Notwendigkeit sich eben bei Veröffentlichungen auf das Unerläßliche zu beschränken veranlaßt mich auf eine Antwort zu verzichten, um so mehr als die letztere nicht kurz werden könnte, da ich Dürken's Arbeit sowohl wie die meinige mehrfach zitieren müßte. Ich bitte nur denjenigen, der sich in der Sache ein Urteil bilden will, auch meine Arbeit im Original zu lesen.

Helsingfors, den 3. November 1918. **Alex. Luther.**

1) Über die angebliche „echte Entwicklungskorrelation" zwischen Auge und Extremitäten bei den Anuren und über einen Fall von Beinmißbildung und Polydaktylie beim Frosch. — Öfversigt af Finska Vet. Societet. Förhandl. Bd. LVIII, 1915—1916, Afd. A, Nr. 18, Helsingfors 1916, 40 S., 1 Taf., 10 Textfig.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band **Februar 1919** **Nr. 2**
ausgegeben am 28. Februar 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: E. Bresslau, Systylis Hoffi n. gen. n. spec., eine neue Vorticellide. S. 41.
G. Steiner, Bemerkungen über die sogenannte Verpuppung der Rhabditis coarctata Leuckart und das Bilden von Zysten bei Nematoden überhaupt. S. 59.
Fr. Heikertinger, Die metöke Myrmekoidie. S. 65.
Referate: L. Katharıner, Das Vitamin ein Mikroorganismus? S. 103.

Systylis Hoffi n. gen. n. spec., eine neue Vorticellide.

1. Mitteilung über die Tierwelt kurzfristiger Wasseransammlungen („Rasenaufgüsse").

(Mit 7 Figuren.)

Von E. Bresslau.

Vorbemerkung.

Von den Tagen Leeuwenhoek's (1676) an bis zu Ehrenberg (1838) und auch später noch sind zahllose Substanzen durchprobiert worden, um zu sehen, wie weit sich das Reich der Aufgußtierchen erstreckt. In Ehrenberg's großem Werk „Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen" ist der Aufzählung dieser Substanzen ein besonderes Kapitel (1838, S. 520—526) gewidmet. Wenn man auf jenen Großfolioseiten liest, was alles zur Herstellung von Aufgüssen benutzt worden ist, könnte es allerdings scheinen, als ob hier nicht viel neue Möglichkeiten mehr zu erschließen wären. So erklärt es sich vielleicht, daß das Studium der aus Infusionen zu züchtenden Tierformen als faunistisches Problem seit langem kaum

eine Rolle mehr spielt; nur die aus Moospolsteraufgüssen zu erhaltenden Organismen sind in den letzten Jahrzehnten noch Gegenstand besonderer Forschung gewesen.

Und doch läßt sich diesem faunistischen Problem noch eine neue Seite abgewinnen, die ganz besonderes Interesse verdient. Denn sie vermittelt uns zugleich die Bekanntschaft mit einem neuen Lebensgemeinschaftstypus, der in der freien Natur vermutlich weite Verbreitung besitzt.

Auf unseren Fluren schaffen Ereignisse wie stärkere Regengüsse, Steigen des Grundwasserspiegels, Überschwemmungen u. s. w. vielerorts regelmäßig ephemere Wasseransammlungen, welche nichts anderes darstellen als Infusionen, durchaus vergleichbar den Aufgüssen, die wir in unseren Zuchtgläsern künstlich ansetzen. Von den Organismen, die sich in diesen „Naturinfusionen" oder „Rasenaufgüssen", wie ich sie nennen möchte, entwickeln, wissen wir aber bisher, soweit ich das übersehe, nur sehr wenig[1]). Wohl kennt man seit langem einzelne besonders auffallende Vorkommnisse, — so z. B. das plötzliche Auftreten von *Branchipus*, *Apus* u. dgl. —, aber von einem systematischen Studium der Biocönosen dieser kurzfristigen Wasseransammlungen mit ihren besonderen Existenzbedingungen ist bisher keine Rede gewesen.

Meine Untersuchungen über die Biologie unserer Stechmücken haben mir nun zu gleicher Zeit das reiche tierische Leben vor Augen geführt, das sich in jenen ephemeren Wasseransammlungen entwickelt. Um die Larven unserer Aëdinenarten, die ihre Eier auf den trockengelaufenen Boden von Überschwemmungswiesen ablegen, zu züchten, ließ ich mir Rasenstücke dieser Wiesen ausstechen und setzte sie in Aquarien unter Wasser. Über die Beobachtungen an den in diesen Kulturen ausschlüpfenden Schnakenlarven habe ich bereits an anderer Stelle dieser Zeitschrift berichtet (Bresslau, 1917). Gleichzeitig entwickelte sich aber in vielen dieser Rasenaufgüsse eine Organismenwelt, deren Formenreichtum ebensosehr zum Studium einlud, wie die Neuheit vieler der Erscheinungen, die mir dabei vor Augen traten. Es ist mir schmerzlich, daß meine dienstliche Gebundenheit mir immer nur vorübergehend gestattete, in die Fülle und Mannigfaltigkeit der Formen aus allen möglichen Tierkreisen, die in den verschiedenen Rasenaufgüssen zum Leben erwachten, Einblick zu tun, und daß ich keine der beobachteten Erscheinungen erschöpfend studieren konnte. Dennoch möchte ich nicht länger damit warten, einige Bruchstücke des Neuen, was ich dabei fand, jetzt der Öffentlichkeit vorzulegen.

1) Ein Hinweis darauf, daß sich „solche Gegenstände, welche notorisch eine Zeitlang unter Wasser standen und durch Austrocknung desselben freigelegt wurden, so z. B. eingetrockneter Bodenschlamm, Moose ausgetrockneter Sümpfe, Gräser, trockene Blätter sowie Schilf und anderes mehr" besonders gut zu Infusionen eignen, findet sich bei Schewiakoff (1892).

1. *Systylis Hoffi* n. gen. n. spec., eine neue Vorticellide.

Gleich als ich Anfang 1917 die ersten Aufgüsse mit Rasenstücken von den Überschwemmungswiesen bei Wolfisheim ansetzte, entwickelten sich in den Aquarien unzählige große Vorticellidenkolonien, die sich

Fig. 1. An einem Grashalm festsitzendes Stöckchen von *Systylis Hoffi*, nach dem Leben. Die Zeichnung gibt die Lage der Köpfchen wieder, die diese nach Verbringen der Kolonie auf einen Objektträger einnahmen. Im freien Wasser breitet sich die Stielverzweigung mit den daran sitzenden Köpfchen etwa in einer Ebene aus, die senkrecht zu dem Hauptstiel verläuft. × 37.

auf den ersten Blick als etwas vollkommen Neues erwiesen. Es waren Stöckchen mit nicht kontraktilen Stielen, ähnlich denen der Gattung *Epistylis*, jedoch mit dem grundlegenden Unterschiede, daß an jedem Stielende statt eines Individuums stets eine ganze Gruppe

von Individuen saß (Fig. 1), etwa so wie bei *Anthophysa vegetans* O. F. M. unter den Flagellaten. Ein derartiges Verhalten ist bisher unter den Vorticelliden nur ein einziges Mal beschrieben worden, bei *Zoothamnium simplex* Sav. Kent (1882), einer englischen Süßwasserform, bei der etwa ein halbes Dutzend gleichartiger Zooide auf dem Ende eines einfachen, unverzweigten, sich selten und langsam kontrahierenden Stieles sitzen soll. Bütschli bemerkt bei Anführung dieser Spezies [2]) in dem Infusorienbande seines großen Protozoenwerks (1889, S. 1765): „sie unterscheide sich durch die Art ihrer Koloniebildung von den übrigen Zoothamnien, doch auch von den anderen kolonialen Vorticellinen so wesentlich, daß die Aufstellung einer besonderen Gattung wohl angezeigt wäre, wenn die Schilderung richtig ist." Da Kent's Abbildungen von *Zoothamnium simplex* deutlich den kontraktilen Stiel erkennen lassen, auch andere beträchtliche Unterschiede, vor allem in der Größe der Zooide, zwischen den von Kent und mir beobachteten Organismen vorliegen, kommt eine Identität zwischen ihnen nicht in Frage. Im übrigen aber stimmen die Gründe Bütschli's für die Aufstellung einer neuen Gattung auch vollständig für die im folgenden zu beschreibende neue Form, deren Gattungsname *Systylis* einmal die Ähnlichkeit mit der Stielbildung bei *Epistylis*, zum anderen aber den gemeinsamen Sitz mehrerer Individuen auf ein- und demselben Stielende andeuten soll [3]).

Bei Betrachtung der neuen Art wollen wir von einem Stöckchen mittlerer Größe ausgehen, wie es Fig. 1 veranschaulicht. Derartige Stöckchen erreichen einen Durchmesser von 2—3 mm. Ungefähr die gleiche Länge hat auch der Stiel, mit dem die Kolonien auf der Unterlage, einem Grashalm, Mooszweiglein, oder an der Wand des Aquariums festgeheftet sind. Der Stiel ist glasklar, durchsichtig; bei starker Vergrößerung erkennt man an ihm eine Anzahl feiner Längs-, vereinzelt auch feine Querstreifen. An dem festgehefteten Ende ist er am dünnsten, während er sich nach dem anderen Ende zu ansehnlich verbreitert und sich schließlich mehrfach dichotomisch verzweigt. Auf den freien Enden der Stielverzweigungen sitzen die Individuen, und zwar jeweils auf dem nach außen gewölbten Apex eines Stielendes eine Gruppe von etwa 40—65 Zooiden, wie die Blüten einer Distel zusammen ein Köpfchen bildend.

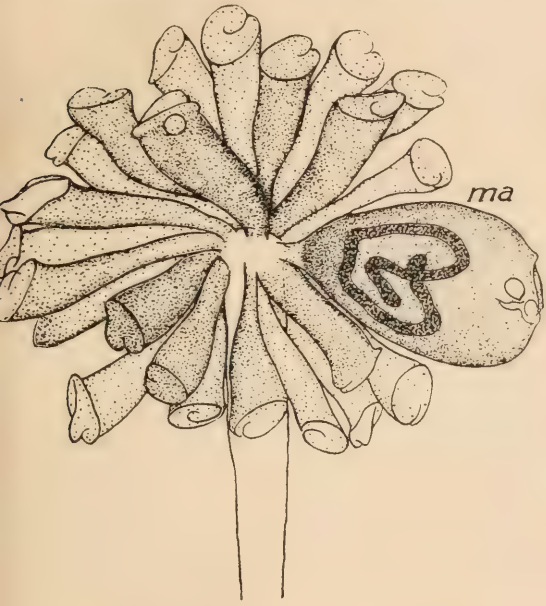
Bemerkenswert ist nun, daß die Individuen jedes dieser Köpfchen unter sich nicht gleich sind, sondern daß sich in jeder Gruppe immer ein, bisweilen zwei Zooide vor den anderen durch besondere Größe und abweichendes Verhalten auszeichnen (Fig. 1).

---

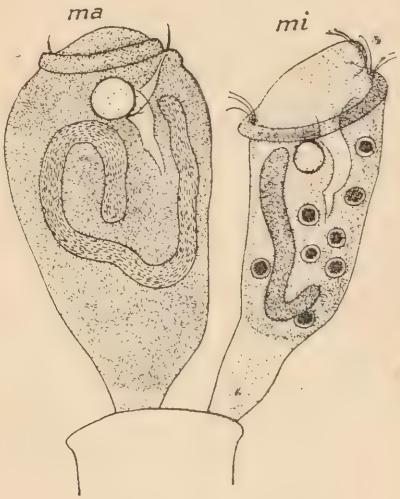
2) Bütschli verzeichnet sie versehentlich unter dem Namen *Zoothamnium pictum*.

3) Ihren Artnamen trägt die neue Spezies zu Ehren meines Schwiegervaters Carl Ernst Hoff, der um die Zeit ihrer Entdeckung seinen 70. Geburtstag feierte.

Die gewöhnlichen Individuen, die ich Mikronten (Fig. 2, 3 *mi*) nennen möchte, erreichen eine Länge von 200—265 μ, sind also etwa doppelt so groß wie die Individuen unserer gewöhnlichen *Epistylis plicatilis*. Ihr Körper ist in ausgestrecktem Zustande etwa drei- bis viermal so lang als breit, kegelförmig, am Vorderende am breitesten. Nach hinten zu nimmt er in den ersten Dreivierteln der Körperlänge an Breite verhältnismäßig wenig ab. Dann folgt im letzten Viertel vor dem Ansatz auf dem Stammende eine etwas stärkere Verschmäle-



Figur 2.



Figur 3.

Fig 2. Jugendliche Kolonie von *Systylis Hoffi*, nach dem Leben. Es ist erst ein Köpfchen gebildet, von dem nur ein Teil der Mikronten, und diese nur in ihren Umrissen gezeichnet sind. Von dem Stiel ist nur der apicale Abschnitt dargestellt. Der Makront (*ma*) ist etwas weiter differenziert als der in Fig. 3 abgebildete. × 120.
Fig. 3. *ma* jugendlicher Makront, *mi* Mikront von *Systylis Hoffi*. × 240.

rung, die diesen Körperabschnitt, der sich zugleich durch größere Kontraktilität auszeichnet, gewissermaßen als Ersatz für den dem einzelnen Individuum fehlenden Stiel erscheinen läßt (Fig. 3, 5 *mi*). Es handelt sich hier um eine besonders starke Ausbildung des Kortikalplasmas, das bei vielen Vorticelliden im Basalabschnitt der Tiere mächtig entwickelt ist[4]).

Die adorale Wimperzone beschreibt etwa eineinhalb Windungen, der Peristomrand ist nur schwach wulstig entwickelt, der Diskus dagegen gewölbt und beträchtlich vorstreckbar. Das weite Vestibulum besitzt an der dem Zytostom gegenüberliegenden Seite eine Ausbuch-

4) Vgl. O. Schroeder, 1906, S. 77 und 92.

tung, in welche die unmittelbar danebenliegende pulsierende Vakuole mündet. Das Entoplasma ist nur in den vorderen Dreivierteln des Individuums entwickelt und reich von Nahrungsvakuolen durchsetzt (Fig. 3 *mi*). Der hintere, stielartige Absatz ist frei von Entoplasma und dementsprechend auch von Vakuolen. Der wurstförmige Makronukleus ist bei einer Größe von 90—120 μ nur wenig gekrümmt und stets dem Körper in seiner Längsrichtung eingelagert. Er tritt schon bei geringer Quetschung der Individuen deutlich hervor. Den Mikronukleus konnte ich bei den lebenden Individuen nicht sehen.

Den eben beschriebenen Zooiden gegenüber erreichen die großen Individuen oder Makronten (Fig. 2, 3 *ma*), die sich in Ein- oder Zweizahl in jedem Köpfchen finden, etwa das Vierfache an Masse. In der Längserstreckung übertreffen sie zwar die kleineren Zooide nur unwesentlich, dafür beträgt aber ihre Breite die Hälfte bis drei, ja vier Fünftel der Länge. Ihre Gestalt ist birnen- oder eiförmig und nähert sich in kontrahiertem Zustande einer Kugel. Das Peristom ist schmal, die Wimperzone bei älteren Individuen kaum ausgebildet, der Diskus flach, der an das Vestibulum sich anschließende Zytopharynx sehr klein. Das Entoplasma kann anfangs einige Nahrungsvakuolen enthalten und erscheint zunächst feinkörnig und klar. Nach einiger Zeit aber verschwinden die Vakuolen, und je älter die Individuen werden, desto undurchsichtiger wird ihr Plasma, bis es schließlich fast bräunliche Farbe annimmt. Das Kortikalplasma zeigt im Basalabschnitt nicht jene mächtige Entwicklung wie bei den Mikronten, ein ausgesprochen stielartiger Ansatz wie bei jenen ist daher nicht vorhanden. Gewaltig ist dagegen der Makronukleus entfaltet, der, im Entoplasma zu mehrfachen Schleifen, Schlingen oder Spiralen aufgerollt, eine Länge von 350 bis 450 μ erreichen kann. Er ist fast stets im lebenden Individuum mit größter Deutlichkeit sichtbar und fällt dank seiner bedeutenden Größe schon bei schwacher Vergrößerung ins Auge. Es dürfte wenige Objekte geben, die sich so ausgezeichnet zur Untersuchung der lebenden Kernsubstanz eignen wie diese großen Zooide von *Systylis Hoffi*. Für gewöhnlich sind in seinem Innern eine Anzahl feiner, aus aneinandergereihten Körnchen bestehender Fäden zu erkennen. Auf andere Erscheinungen werde ich später zurückkommen (s. Anm. 5).

Diese großen Individuen sind nun nichts anderes als die schon von Trembley (1747) bei *Zoothamnium arbuscula* beobachteten „Bulbi", die später Ehrenberg (1838) als „knollenförmige Individuen" beschrieben hat. In der neueren Literatur pflegen sie als Makrogonidien bezeichnet zu werden. Was über sie bekannt ist, hat zuletzt Bütschli in seinem Protozoenwerk S. 1629 ausführlich zusammengestellt. Seither ist meines Wissens nichts weiter darüber veröffentlicht worden.

An tatsächlichen Beobachtungen über die Bedeutung der Makrogonidien liegt nicht viel anderes vor, als was bereits Trembley über sie berichtet hat. Er sah

einmal, wie sich die Bulbi von den Stöcken ablösten, ferner wie frei umherschwimmende Individuen dieser Art sich nach einiger Zeit festhefteten und durch äußerst rasch aufeinanderfolgende Teilungen neue Kolonien erzeugten. Dagegen beobachtete er nie die Gründung einer Kolonie durch eines der kleinen, gewöhnlichen Zooide und vermutete daher, daß letztere nach ihrer Ablösung zugrunde gingen. Mit diesen später von verschiedenen Autoren im wesentlichen bestätigten Angaben kombiniert dann Bütschli eine Bemerkung Stein's (1867, S. 132), der bei *Zoothamnium arbuscula* zwar nie die größeren knollenförmigen Tiere Ehrenberg's finden konnte, andererseits aber auf den Stöcken das Vorkommen vereinzelter kontrahierter Tiere beschreibt, die „merklich dicker und größer als die gewöhnlichen Tiere sind und beständig kugelig kontrahiert bleiben", sich schließlich ablösen und zu Gründern neuer Kolonien werden. Bütschli schließt daraus, daß eben diese kontrahierten Tiere dennoch mit den von Stein vermißten knollenförmigen Individuen identisch sind, obwohl sie nicht das außerordentliche Volumen jener erreichen. Es unterliegt daher für ihn keinem Zweifel, daß „diese großen Individuen tatsächlich echte, zur Konjugation bestimmte Makrogonidien sind". Allerdings, fügt er hinzu, „ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die Makrogonidien auch gelegentlich ohne Konjugation zu Gründern neuer Kolonien werden, sich auch parthenogenetisch entwickeln können".

Demgegenüber lehrten nun die Beobachtungen an *Systylis Hoffi*, daß die Makronten hier, für gewöhnlich wenigstens, eine ganz andere Bedeutung haben.

Verfolgt man das Schicksal eines Stöckchens wie jenes, das Fig. 1 zeigt, so geht die Entwicklung bei günstigen Existenzverhältnissen unter fortgesetzten Teilungen weiter, bis schließlich soviel Stielenden und auf diesen wieder soviel Individuengruppen gebildet sind, als zuletzt Makronten vorhanden waren. Die Zahl der Köpfchen kann 20 bis 30, in besonders glücklichen, allerdings seltenen Fällen aber auch viel mehr, 50, ja 60, der Durchmesser der ganzen Kolonie bei ausgestreckten Individuen alsdann bis 1 cm betragen. Diese Entfaltung wird in der Regel am fünften oder sechsten Tage nach Ansetzen der Kultur erreicht. Dann beginnt der absteigende Ast der Lebenskurve der Kolonien. Eine weitere Zunahme der Köpfchenzahl findet nicht mehr statt, die Teilungen hören auf, Degenerationszeichen stellen sich ein, auf die weiter unten noch zurückzukommen sein wird.

Auch die Makronten haben um diese Zeit die Grenze ihres Wachstums erreicht. Sie kugeln sich vollkommen ab, so daß der Ausdruck „Knollen" für sie durchaus berechtigt ist. Das Peristom ist völlig geschlossen, Wimperbewegungen daran sind nicht mehr sichtbar, nur die dicht neben dem Zytostom gelegene pulsierende Vakuole arbeitet lebhaft. Ihre unaufhörlich aufeinanderfolgenden Zusammenziehungen deuten auf energische Stoffwechselvorgänge hin, die zu einer starken Kondensierung des Plasmas führen. Diese verrät sich auch in der dichten feinkörnigen Beschaffenheit des Zellleibes und in dem bräunlichen Aussehen, das er bei durchfallendem Lichte zeigt.

Alsdann beginnen höchst eigenartige Vorgänge, die zur Enzystierung der Makronten führen. Das völlig abgekugelte Individuum zieht sich in der Richtung seiner Längsachse noch etwas stärker

zusammen, so daß diese etwas kürzer wird als die Breitenachse (Fig. 4). Das Verhältnis zwischen Längs- und Querdurchmesser stellt sich daher schließlich auf etwa 8 : 9. Gleichzeitig scheidet der Makront eine feine, glasklar durchsichtige Hülle um sich aus, die einen getreuen Abguß seiner Oberfläche darstellt und also an der Seite der Mundscheibe den Abdruck der Peristomlippen deutlich erkennen läßt (Fig. 4). Nicht in diese Ektozyste miteinbezogen wird der zugespitzte Basalabschnitt, mit dem der Makront vorher auf dem Stammende befestigt war. Er wird vielmehr zu einem 60 bis 70 μ langen, dünnen Stiel ausgezogen, der die Verbindung zwischen der Zyste und dem Stamm des Stöckchens vermittelt. Kurz — etwa 10 μ — vor dem Ansatz der Zyste wird in diesem Verbindungsstiel schon frühzeitig eine doppelt kontourierte, stark lichtbrechende Lamelle sichtbar, die Anlage eines Gelenks, indem sich später die Zyste von dem Stiel ablöst (Fig. 4, 5g).

Fig. 4. In Enzystierung begriffener Makront von *Systylis Hoffi*, nach Bildung der Ektozyste; nach dem Leben. × 200.

Ist die Ektozyste gebildet, so zieht sich der Makront in der Peristomgegend ein wenig zurück. Das vorher schon rege Spiel der pulsierenden Vakuole wird noch lebhafter, ihre Pulsationen folgen sich alle 2 bis 2½ Sekunden. Sie behält dabei immer ihren Platz in unmittelbarer Nähe des Zytostoms und entleert anscheinend durch dessen Vermittlung bei der Kontraktion ihren Inhalt in dem freien Raum zwischen dem Peristom und der Ektozyste (Fig. 4). Gleichzeitig sind im Zellleib des Makronten sehr intensive Plasmaströmungen zu beobachten, die sich auch darin kundgeben, daß der lange, in mehrere Schlingen zusammengelegte Makronukleus fortwährend seine Lage verändert. Scheint anfangs das ganze Plasma mehr gleichmäßig zu rotieren, so treten nach einiger Zeit innerhalb desselben verschieden gerichtete Wirbelströmungen auf, welche die Protoplasmakörnchen bald hierhin, bald dorthin bewegen. Man hat den Eindruck eines fortwährenden Hin- und Her- und Durcheinanderwogens der kleinsten Plasmateilchen.

Ohne daß eine besondere Ursache hierfür erkennbar wäre — ich habe wenigstens vergeblich danach geforscht —, tritt derweilen im Äquator der Ektozyste eine Furche auf, die das ganze Gebilde im Kreise umzieht (Fig. 4).

Das soeben beschriebene Spiel der durcheinanderfließenden Wirbelströmungen dauert 2 bis 3 Stunden lang. Infolge der fortwährenden Ausscheidungen der pulsierenden Vakuole wird allmählich das

Plasma immer dichter, stärker lichtbrechend und anscheinend zähflüssiger, statt aus Körnchen erscheint es jetzt fädig zusammengesetzt. Die Fäden und Stränge werden gleichfalls in Wirbelströmen gegen- und durcheinander gebogen. Dann treten im äußeren Kontur des Makronten Einbuchtungen und Vorwölbungen auf und im Zusammenhang damit beginnt die Ausscheidung einer dicken, gelbbräunlichen Entozyste, die eines der zierlichsten Gebilde darstellt, die man sich denken kann (Fig. 5 ma). Stärkere Rippen umgrenzen zahlreiche, etwas tiefer liegende, polygonale Felder; außerdem wird entsprechend der äquatorialen Furche in der Ektozyste eine kreisförmige Naht ausgebildet, die

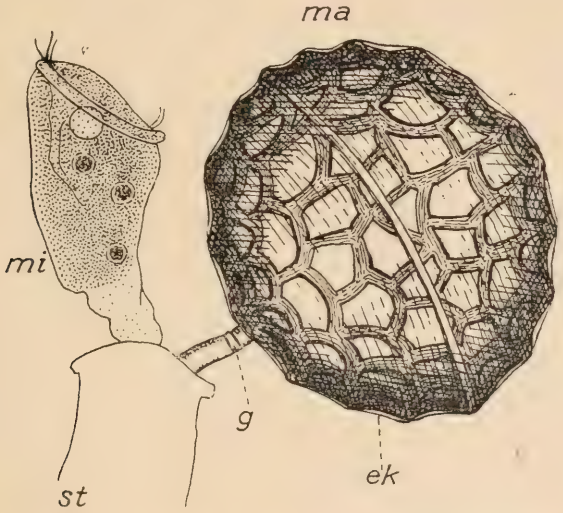


Fig. 5. *mi*, Mikront von *Systylis Hoffi* in kontrahiertem Zustande; *ma* fertig ausgebildete Zyste des Makronten; *g* Gelenk im Stielchen der Zyste; *ek* Ektozyste; *st* Ende der Stielverzweigung. Nach dem Leben. × 240.

die Entozyste in eine obere und eine untere Schalenhälfte sondert. Infolge der Ausscheidung des Entozystenbildungsmaterials nimmt das Volumen des Makronten meßbar ab: Längs- und Querdurchmesser der fertigen Entozyste, der sich alsdann die zarte Ektozyste (Fig. 5 ek) dicht anschmiegt, sind um etwa 4—5 % kleiner als die entsprechenden Durchmesser der frisch gebildeten Ektozyste. Die Maße schwanken bei den verschiedenen fertig gebildeten Zysten zwischen 210 und 225 μ für den Quer-, und zwischen 175 und 190 μ für den Höhendurchmesser.

In die soeben beschriebenen, hochinteressanten, protoplasmatischen Vorgänge, die sich schon bei Betrachtung mit mittlerer Vergrößerung dem Auge eindrucksvoll darstellen, noch tiefer einzudringen, war mir leider bisher aus Zeitmangel nicht möglich. Aus dem gleichen Grunde mußte ich auch davon absehen, die Kernverhältnisse in den Makronten

bei ihrer Vorbereitung zur Enzystierung und während dieses Prozesses genauer zu studieren[5]).

Die Bildung der Zysten geht bei den Makronten einer Kolonie ungefähr gleichzeitig vor sich, am Ende des sechsten Tages nach Ansatz der Kulturen sind fast immer sämtliche Makronten aller Stöckchen enzystiert. Dann lösen sich allmählich die Mikronten von den Stöckchen ab und gehen zugrunde. Schon vorher findet man oftmals Zeichen verminderter Lebenskraft, die erkennen lassen, daß die Stöckchen bei Beginn der Enzystierungsvorgänge den Höhepunkt ihrer Entwicklung hinter sich haben. Die Kolonien dienen zahlreichen anderen Organismen, vor allem kleineren Vorticelliden, als Ansiedelungsort. Acineten setzen sich in Massen auf ihnen fest, oftmals sind in jedem Köpfchen mehrere Mikronten von Sphaerophryen befallen. Dazu kommen zahlreiche Infusorien, vor allem *Amphileptus*, *Trachelius* u. s. w., die, während sie an den jungen Stöckchen gewöhnlich nicht zu beobachten sind, jetzt die *Systylis Hoffi*-Kolonien als willkommene Weide betrachten. Ihre Beute sind aber fast stets nur die Mikronten. Die Makronten bleiben in der Regel verschont, auch wenn die meisten Mikronten der Köpfchen bereits Opfer ihrer Feinde geworden sind.

Eine Zeitlang bleiben dann noch die fertigen Zysten an den sonst leeren Stammverzweigungen der Kolonien hängen. Wird das Wasser der Kulturen aber bewegt, so fallen sie ab, indem ihre Stielchen in den dazu präparierten Gelenken durchbrechen. Sie sinken zu Boden und bleiben hier irgendwo im Detritus oder zwischen den Fiederbüscheln der Moospflänzchen oder in den Blattscheiden der Grasstengel liegen.

Die Ausbildung dieser Zysten bedeutet also eine glänzende Anpassung an die Daseinsbedingung ephemerer Wasseransammlungen. 5 bis 6 Tage dürfte das Wasser an den tiefsten Stellen der Überschwemmungswiesen wohl immer stehen bleiben. Das genügt, um die Existenz der *Systylis Hoffi* zu sichern. Sind die Zysten gebildet, so können lange Trockenperioden folgen. Ja, sie müssen sogar folgen, denn in dauernd unter Wasser gehaltenen Kulturen sah ich bei noch so langem Liegen der Zysten niemals ihren Inhalt ausschlüpfen. Wurde dagegen nach längerem Austrocknen das Rasenstück wieder unter Wasser gebracht, so erfolgte

5) So erwähne ich nur, daß ein Teil der eigenartigen Veränderungen, die Greeff (1870) an den Kernen von *Epistylis flavicans* beobachtet und abgebildet hat, die aber bis heute noch keine hinreichende Erklärung gefunden haben, auch an den lebenden Kernen der *Systylis Hoffi*-Makronten mit Leichtigkeit zu sehen sind. Besonders auffällig tritt bei den in Enzystierung begriffenen Makronten bisweilen jener zentrale, den mehrfach gewundenen Kern in seiner ganzen Länge gleichmäßig durchziehende Achsenstrang auf, den Greeff (1870) auf Tafel VII Fig. 12 abbildet und auf dessen eigentümliche Bildung auch Bütschli 1889 (S. 1511) ausdrücklich aufmerksam macht.

bei bestimmten jahreszeitlichen bezw. Temperaturverhältnissen, von denen weiter unten noch zu sprechen sein wird, binnen kurzem das Ausschlüpfen der Makronten und die Entwicklung neuer Stöckchen.

Die Gunst des Materials gestattete mir, auch diese Vorgänge etwas zu verfolgen.

Das Aufspringen der Zysten geschieht längs der vorhin beschriebenen, kreisförmigen Quernaht. Die beiden Schalenhälften klappen auseinander, und der bis dahin zwischen ihnen eingeschlossene Makront tritt aus. Welche Gestalt er beim Ausschlüpfen zeigt, ist mir nicht bekannt, da ich diesen Moment selbst nicht beobachten konnte. Einige Zeit nachdem zystenhaltiger Rasen unter Wasser gesetzt ist, findet man aber sowohl die aufgeplatzten Zysten am Boden, wie freischwimmende, große, ungestielte *Systylis*-Individuen im Wasser.

Die aus den Zysten hervorgehenden Individuen zeigen noch das bräunliche, feinkörnige, undurchsichtige Plasma, das oben von den Makronten vor ihrer Enzystierung beschrieben worden ist. Nach dem Ausschlüpfen schwimmen sie zunächst einige Stunden rastlos in den Kulturen umher. Auch wenn man sie herausfängt, und zur weiteren Beobachtung in auf dem Objektträger aufgekittete Mikroaquarien bringt, setzen sie das Spiel weiter fort, 10, 12, 15 Stunden lang. Nach einiger Zeit kommen sie dann zur Ruhe, nicht immer alle gleichzeitig, bei der Mehrzahl der in einer Infusion aus den Zysten ausgeschlüpften Individuen dauert jedoch die Periode des freien Umherschwimmens ungefähr gleich lang. Eine Abhängigkeit des Anheftens von der Tageszeit konnte ich nicht beobachten. In einem Versuch fand das Festsetzen gegen Abend statt, in einem anderen gegen Morgen.

Ich habe es leider versäumt, Zeichnungen der freischwimmenden Individuen anzufertigen und bin daher nicht in der Lage, über die Ausbildung ihrer Wimperkränze Näheres zu sagen. Bei den eben zum Festsetzen sich anschickenden Individuen ist nur der vordere Wimperkranz sichtbar (Fig. 6 a), der hintere dagegen verschwunden. Statt dessen zeigt sich am hinteren Ende eine periphere, wallgrabenartige Einziehung, aus der sich ein Plasmazapfen stielartig vorwölbt. Außerdem ist die sonst stets in der Nähe der Peristomscheibe gelegene pulsierende Vakuole jetzt in die Nähe des Hinterendes gerückt und kontrahiert sich fortgesetzt. Gleichzeitig werden hier kleine Sekrettröpfchen nach außen abgeschieden, die in dem Wallgraben neben dem Stielzapfen zum Vorschein kommen. Es scheint mir nicht zweifelhaft, daß diese Vorgänge zur Bildung des Stiels des Makronten führen; das lebhafte Spiel der pulsierenden Vakuole deutet dabei auf ihre Beteiligung an diesem Prozesse hin, ebenso wie seinerzeit bei Erzeugung der Zyste.

An dem Makronukleus der sich festsetzenden Tiere habe ich Besonderheiten nicht feststellen können, er zeigt immer noch die langgestreckte, gewundene Gestalt wie vor der Enzystierung. Die Maße

des in Fig. 6 a abgebildeten Makronten sind 270 μ Längs- bei 200 μ Querdurchmesser.

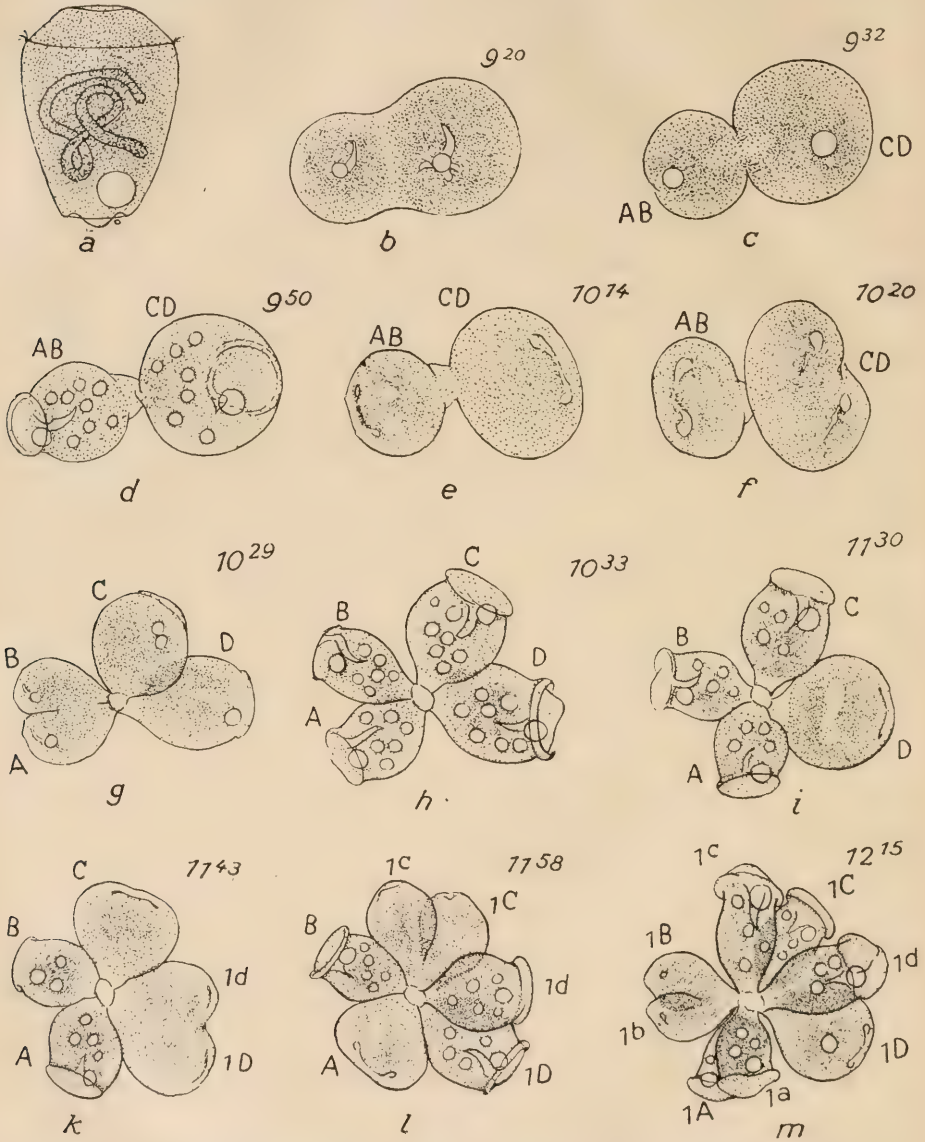


Fig. 6. *a* Aus einer Zyste ausgeschlüpfter Makront kurz vor dem Festsetzen, in Seitenansicht; *b*—*m* Teilungen des festgesetzten Makronten zum Zweck der Koloniebildung, nach dem Leben; nähere Erläuterung s. im Text. × 105.

Hat sich das Tier mit seinem Stiel auf dem Boden des Mikroaquariums festgeheftet, so wandert die pulsierende Vakuole wieder in die Peristomgegend. Der ganze Makront richtet sich auf, so daß man

von oben her auf seine Wimperscheibe sieht. Nach einiger Zeit beginnen dann Teilungsvorgänge, die sich in aller Gemächlichkeit zeichnen und photographieren lassen. Ich gebe hier nur eine Serie von Zeichnungen nach einem am 24. April 1917 in der Zeit von 9—1 Uhr nachts beobachteten Objekte wieder (Fig. 6 b—m). Die Vorführung der Photogramme, die ich von einem anderen, in Koloniebildung begriffenen Makronten aufgenommen habe, spare ich für spätere Zeiten auf.

Als erstes Zeichen der beginnenden Teilung bemerkt man, daß sich der bis dahin kugelige Makront in einem Querdurchmesser in die Breite streckt. Gleichzeitig wird die adorale Wimperzone undeutlich, das ganze Tier ist so weit wie möglich kontrahiert. Nur die pulsierende Vakuole setzt ihr Spiel fort. Bei fortdauernder Streckung der Querachse findet schließlich eine Teilung der Peristomscheibe statt, das Individuum gleicht dabei, von oben gesehen, vollkommen einer in inäqualer Teilung begriffenen Eizelle (Fig. 6 b). Demgemäß entstehen durch den Teilungsprozeß nicht etwa zwei gleichgroße Zooide, sondern ein kleines *(A B)* und ein großes Individuum *(C D)*, deren Querdurchmesser sich etwa wie 2 : 3 verhalten (Fig. 6 c). Die Kernteilung scheint dabei, soweit sich etwas davon an dem lebenden Objekt im Mikroaquarium beobachten läßt, in der für die Vorticellen typischen Weise unter Konzentrierung des Makronukleus zu einem kurzen, dicken Strang zu verlaufen.

Die inäquale Teilung des Makronten ist in etwa einer halben Stunde beendet. Dann zucken beide Individuen mehrmals zusammen und strecken sich jedesmal danach etwas mehr in die Länge. Das während der Teilung etwas verlangsamte Spiel der pulsierenden Vakuole wird lebhafter, etwa 5—10 Minuten später beginnen die adoralen Wimperzonen wieder deutlich sichtbar zu werden. Die Peristomscheiben und ihr Lippenrand treten hervor. Im Verlaufe der nächsten Viertelstunde erscheinen im Plasma der Tiere zahlreiche Vakuolen (Fig. 6 d).

Damit ist um 9 Uhr 50 Minuten die erste koloniale Stufe erreicht: Ein Stöckchen von zwei auf kurzem, gemeinsamem, hyalinem Stiel befestigten Glockentierchen von allerdings sehr verschiedener Größe. Ihr Vorticellendasein dauert jedoch nur kurze Zeit, etwa eine Viertelstunde. Dann beginnen die Vorbereitungen zum zweiten Teilungsschritt. Die Vorgänge hierbei entsprechen wiederum in sehr bemerkenswerter Weise den Geschehnissen bei inäqualer Eifurchung: einmal steht die zweite Teilungsebene senkrecht zur ersten, sodann besteht eine erhebliche Phasendifferenz. Wie bei inäqualer Furchung das größere Blastomer dem kleineren, so geht hier das größere Individuum *C D* dem kleineren *A B* in der Teilung voran.

Im einzelnen gestaltete sich der Verlauf folgendermaßen. Um 10 Uhr 5 Min. stellte das Individuum *C D* sein Wimperspiel ein,

kugelte sich ab und die Vakuolen im Endoplasma verschwanden, bis auf die pulsierende. Erst um 10 Uhr 11 Min. geschah das gleiche auch bei dem Individuum *AB*. Inzwischen hatte sich bei *CD* der senkrecht zur ersten Teilungsebene stehende Querdurchmesser zu strecken begonnen. Um 10 Uhr 14 Min. war das in Fig. 6 e abgebildete Aussehen erreicht. Um 10 Uhr 20 Min. war bei *CD* der Mund durchgeschnürt, bei *AB* seine Durchschnürung eingeleitet (Fig. 6 f). Um 10 Uhr 29 Min. war die Teilung bei *CD* beendet und zwar wiederum inäqual in ein größeres Individuum *D* und ein kleineres *C* (Fig. 6 g). Auch bei *AB* war die Teilung bereits im Gange, der Größenunterschied zwischen den aus ihm hervorgehenden Individuen, einem kleineren *A* und einem größeren *B*, war jedoch wesentlich geringer. Wenige Minuten darauf war der Vierer-Koloniezustand erreicht (Fig. 6 h). Alle vier Zooide zeigten lebhaftes Wimperspiel und augenscheinlich regen Stoffwechsel, wie die zahlreichen, äußerst rasch in ihnen aufgetretenen Vakuolen bekundeten.

Hatte die Pause zwischen dem ersten und zweiten Teilungsschritt nur etwa 15 Minuten betragen, so konnte sich das Viererstadium ungefähr eine Stunde lang seines Daseins erfreuen. Dann leitete der dritte Teilungsschritt zur Bildung der achtzähligen Kolonie über, und zwar stand die Teilungsebene mehr oder minder senkrecht zu denen der beiden ersten Teilungsschritte, verlief also in Fig. 6 i—m ungefähr parallel zur Ebene des Papiers. Entsprechend den Größenunterschieden zeigten die Teilungen Phasendifferenzen, indem sich zunächst das Zooid *D* (Fig. 6 i), dann das Zooid *C* (Fig. 6 k), dann das Zooid *A* (Fig. 6 l) und zuletzt das Zooid *B* (Fig. 6 m) teilte.

Im ganzen liefert so der dritte Teilungsschritt ein Quartett von vier Individuen: 1 a, 1 b, 1 c, 1 d, die ähnlich wie das erste Mikromerenquartett bei der Eifurchung über den Zooiden 1 A, 1 B, 1 C, 1 D und gleichzeitig etwas zwischenraumwärts zu ihnen verschoben liegen. Von den einzelnen Teilungen selbst verläuft 1 D—1 d noch deutlich inäqual (Fig. 6 k, l). Auch bei der Teilung 1 C—1 c scheint noch ein Größenunterschied zwischen den beiden Schwesterzooiden erkennbar (Fig. 6 l). Die Teilung 1 A—1 a und 1 B—1 b läßt dagegen von Inäqualität kaum noch etwas bemerken.

Infolge der Phasendifferenzen kommt es jedoch nicht zum vegetativen Bestehen einer Kolonie von 8 Individuen. Zwar zeigt jedes Zooid sofort nach erfolgter Teilung reges Wimper- und Vakuolenspiel, aber eines oder das andere der Individuen ist während des ganzen, etwa drei Viertelstunden in Anspruch nehmenden dritten Teilungsschrittes stets in Durchschnürung begriffen. Und noch vor vollständigem Abschluß des letzten, zum dritten Teilungsschritt gehörenden Teilungsaktes werden bereits die ersten Vorbereitungen zum vierten Teilungsschritt erkennbar, indem sich das den übrigen Individuen sowohl an Größe wie an Teilungsgeschwindigkeit überlegene Individuum 1 D bereits wieder zu diesem Zwecke abkugelt (Fig. 6 m).

Diesen vierten Teilungsschritt habe ich in seinem vollen Verlauf nicht mehr zu Ende beobachtet. Um 12 Uhr 50 Min. war die Durchschnürung von 1 D in 2 D — 2 d, die in der gleichen Ebene wie die vorhergehende dritte Teilung, diesmal aber nicht mehr deutlich inäqual verlief, nahezu vollendet. Gleichzeitig hatte 1 C durch Abkugelung seine Teilung eingeleitet. Da sich aber das Tempo der Teilung erheblich verlangsamt zu haben schien, brach ich an dieser Stelle die Beobachtung ab. Am nächsten Morgen waren im ganzen 12 Zooide vorhanden, alle in vegetativem Zustande, mit ausgestreckter Wimperspirale, das Plasma von zahlreichen Vakuolen durchsetzt. Auf diesem zwölfzähligen Stadium verblieb das Stöckchen auch noch den ganzen Tag und die nächste Nacht hindurch, bis es sich am folgenden Tage auflöste.

Die Verhältnisse gestatteten mir leider nicht, die Entwicklung der Stöckchen über das Stadium von 12 Zooiden hinaus systematisch zu verfolgen. Was ich über die weitere Ausbildung der Kolonien zu sagen habe, bezieht sich daher auf Beobachtungen an den ohne isolierte Aufzucht in meinen Rasenaufgüssen entstandenen *Systylis Hoffi*-Stöckchen.

Danach schreitet die Entwicklung zunächst in der Weise fort, daß sich durch immer neu aufeinanderfolgende Teilungen die Zahl der Individuen ständig vermehrt, während gleichzeitig der gemeinsame Stiel, auf dem sie sitzen, wächst und in der Richtung von dem an die Unterlage angehefteten zum freien Ende hin allmählich an Dicke zunimmt. So entstehen langgestielte Kolonien (Fig. 2) mit einem aus einigen 40—60 Zooiden bestehenden Köpfchen, in dem bisweilen noch alle Individuen völlig gleichartig sind, bisweilen aber auch bereits ein Individuum als Makront differenziert ist.

Wie dieser Makront entsteht, kann ich im einzelnen nicht sagen. Es spricht jedoch alles dafür, daß seine Differenzierung dadurch herbeigeführt wird, daß ein Zooid[6]) aufhört, sich zu teilen und von nun an lediglich weiter wächst und wächst. Jugendliche Makronten, die ich oft beobachten konnte, sehen demgemäß den gewöhnlichen Mikronten sehr ähnlich. Nur erscheint ihr Plasma klarer und feinkörniger und enthält viel weniger Vakuolen als das der Mikronten. Allmählich verändert sich mit zunehmender Größe ihr Habitus. Peristom und Wimperspirale werden im Verhältnis zur Körpermasse kleiner (Fig. 3 ma), der Kern wächst bedeutend (Fig. 2 ma), die Nahrungsvakuolen verschwinden, so daß es den Anschein hat, als ob die Makronten überhaupt die aktive Nahrungsaufnahme einstellen.

6) Es wäre selbstverständlich von großem Interesse gewesen festzustellen, ob sich der Makront auf eines der ersten Zooide zurückführen läßt und auf welches, d. h. ob aus den inäqualen ersten Teilungen des die Kolonien bildenden Individuums ein determiniertes Verhalten der Tochterzooide zu erschließen ist. Auch diese Frage muß einstweilen offen bleiben.

Allerdings wäre dann ihr gewaltiges Wachstum schwer zu verstehen, wenn man nicht etwa annehmen will, daß sie irgendwie von den Mikronten ernährt werden, ähnlich wie die der Propagation dienenden Individuen der Hydrozoen- und Siphonophorenstöckchen von den Nährpolypen.

Hat die Mikrontenzahl des Köpfchens einige 60 überschritten, so bereitet sich im allgemeinen seine Teilung vor. In der Regel geht dies so vor sich, daß sich neben dem bereits vorhandenen ein zweiter Makront differenziert und zu gleicher Größe wie ersterer heranwächst. Dann gabelt sich der Stiel in zwei zunächst kurze, allmählich aber an Länge zunehmende Äste. Jedes Astende trägt einen Makronten mit ungefähr der Hälfte der Mikronten. So wird eine neue, höhere Ausbildungsstufe des kolonialen Zustandes erreicht. Der Stock trägt jetzt zwei Köpfchen.

Diese Vorgänge kennzeichnen zugleich das Prinzip, nach dem auch die ganze weitere Entwicklung der Kolonien verläuft. Immer wird typischerweise in den Köpfchen, deren Mikronten sich durch fortgesetzte Teilungen vermehren, neben dem bereits vorhandenen Makronten ein zweiter gesondert und dann das ganze Köpfchen geteilt. Bei einigermaßen regelmäßigem Verlauf kommen dadurch Stöckchen mit schön dichotomischer Verästelung, wie bei der Fig. 1 zugrunde liegenden Kolonie, zustande.

Nicht immer nimmt aber die Entwicklung diesen vollkommen regelmäßigen Gang. Vielmehr kommen allerhand Abweichungen vor, die entsprechend modifizierte Kolonien zur Folge haben. Häufig zeigen einzelne Köpfchen eine geringere Wachstumsenergie, ihr Stiel bleibt kürzer, ihre Mikronten teilen sich langsamer und dementsprechend besitzt auch das Köpfchen als Ganzes eine geringere Teilungsgeschwindigkeit. Das äußert sich dann in Störungen des dichotomischen Baus von mannigfaltiger Art. Bleibt z. B., nachdem das Zwei-Köpfchen-Stadium erreicht ist, das eine der beiden Köpfchen mit der Teilung im Rückstand, so wird, wie ich ab und zu beobachten konnte, eine dreiästige Kolonie die Folge sein. In anderen Fällen kann schon die Teilung des ersten Köpfchens verzögert werden: so fand ich einmal ein Stöckchen mit nur einem Köpfchen auf oben sehr verdicktem Stiel, obwohl bereits vier Makronten differenziert waren. Eine weitere Abweichung besteht darin, daß die Sonderung der Makronten längere Zeit auf sich warten läßt, während die Teilung der Köpfchen ruhig ihren Gang nimmt. Es zeigte sich dies einige Male bei sämtlichen Kolonien desselben Rasenaufgusses: Die Stöckchen hatten bereits 4, 6 und mehr Köpfchen entwickelt, und diese setzten sich scheinbar nur aus Mikronten zusammen. Weitere Beobachtung ergab aber, daß sich auch in diesen Kolonien schließlich Makronten differenzierten, die sich zuletzt in ganz normaler Weise enzystierten. Ferner kommen bisweilen Zuchten vor, in denen der Hauptstiel sämtlicher Kolonien

nicht die gewöhnliche Länge von 1—2 mm erreicht, sondern ganz kurz bleibt. Vereinzelt sind endlich Stöckchen zu beobachten, die verkrüppelten oder anormalen Wuchs zeigen und daher wohl als Mißbildungen zu bezeichnen sind.

Aus dem geschilderten Entwicklungsgang ergibt sich, daß Trembley vor 171 Jahren die Bedeutung der Makronten richtig erkannt hat, wenn er in ihnen — im Gegensatz zu den Mikronten — die Gründer neuer Kolonien sah. Dagegen ist Bütschli wohl entschieden zu weit gegangen, wenn er die oben zitierte Beobachtung Stein's über das Vorkommen konjugierter Tiere bei *Zoothamnium arbuscula* dahin ausdeutet, daß die Makronten „echte, zur Konjugation bestimmte Makrogonidien" sind. Davon kann bei *Systylis Hoffi*, für gewöhnlich wenigstens, nicht die Rede sein. In der Regel, die ich aus der Beobachtung vieler Tausende in meinen Rasenaufgüssen zur Entwicklung gelangter *Systylis*-Stöckchen ableite, ist nichts von geschlechtlichen Vorgängen an den Makronten zu sehen; für gewöhnlich sind sie vielmehr lediglich Dauerformen, die durch ihre Enzystierung die Erhaltung der Art in den ihr als Wohnsitz dienenden kurzfristigen Wasseransammlungen sichern.

Allerdings besteht eine große und wohl die schmerzlichste Lücke in meinen Beobachtungen an der schönen, neuen Form darin, daß ich über die doch zweifellos auch bei ihr vorkommenden Konjugationserscheinungen nichts ermitteln konnte. Ein unglücklicher Zufall muß es gefügt haben, daß in den zahlreichen Rasenaufgüssen mit *Systylis*-Stöckchen, die ich ansetzte, niemals die zum Auftreten einer Konjugationsepidemie führenden Bedingungen sich einstellten. Systematische Versuche zur Herbeiführung solcher Bedingungen waren nach Lage der Verhältnisse, unter denen ich arbeitete, ausgeschlossen. So muß die Frage offen bleiben, ob und welche Rolle etwa die Makronten bei der Konjugation spielen.

Die einzige in das Kapitel der Konjugationserscheinungen fallende Beobachtung, die ich an *Systylis Hoffi* anstellen konnte, bezieht sich auf die Mikronten. In einem am 15. Mai 1917 angesetzten Rasenaufguß hatte sich am 17. Mai ein einziges *Systylis*-Stöckchen entwickelt, das mir schon bei Betrachtung mit der Lupe durch sein andersartiges Aussehen auffiel. Es handelte sich um eine relativ kurzstielige Kolonie mit sechs Köpfchen, in denen keine Makronten differenziert waren. Dagegen zeigten die Mikronten alle Stadien rapidester Teilungen, die zur Herstellung außerordentlich kleiner Individuen führten. Ein Teil der Zooide der Köpfchen zeigte noch die gewöhnliche Größe, alle Übergänge leiteten von ihnen zu kleinen Schwärmern, die z. T. bereits in Ablösung begriffen waren, den hinteren Wimperkranz entwickelt hatten (Fig. 7) und mit 20—25 μ Länge gerade nur

$^1/_{10}$ der Durchschnittsgröße der normalen Individuen erreichten. Das Peristom dieser wohl sicher als Mikrogonidien anzusprechenden Zooide ist sehr klein, fast bei allen war in seiner Nähe die pulsierende Vakuole sichtbar, der rundliche Makronukleus lag bald in dem vorderen (Fig. 7 b, d), bald in dem von diesem durch eine Einschnürung mit dem mächtig entwickelten, hinteren Wimperkranz abgesetzten, hinteren Körperabschnitt (Fig. 7 a, c), an dessen Hinterende ich in einem Falle eine kurze Borste, ähnlich wie bei *Astylozoon*, wahrzunehmen glaubte (Fig. 7 d). Von den Mikronuklei war auch in dem gut fixierten und gefärbten Präparat, das ich von dem Stöckchen anfertigte, nichts zu sehen.

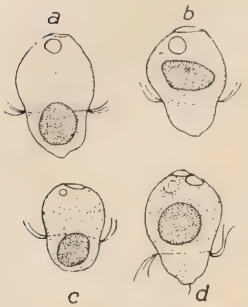


Fig. 7. Mikrogonidien von *Systylis Hoffi*. × 600.

Ich habe selbstverständlich seinerzeit sofort nach dieser Beobachtung zahlreiche, neue Aufgüsse mit Stücken des gleichen Rasens angesetzt, um zu sehen, ob nicht in diesen Kulturen nunmehr *Systylis*-Kolonien mit Konjugationszuständen auftreten würden, aber vergebens. In Anbetracht der vorgerückten Jahreszeit kam es nur zu wenig ergiebiger Entwicklung von *Systylis*-Stöckchen, und diese zeigten, soweit ich sie kontrollierte, sämtlich nur das gewöhnliche Verhalten mit Ausbildung von Makronten, die sich schließlich enzystierten.

Damit komme ich zur Besprechung des jahreszeitlichen Verhaltens der neuen Art. Es läßt sich dies kurz dahin charakterisieren, daß *Systylis Hoffi* bei Straßburg eine ausgesprochene Frühjahrsform ist. Entsprechend der ersten Wiesenwässerung, die bei Straßburg in der zweiten Aprilhälfte zu beginnen pflegt, stellte sich stets im April die stärkste Entwicklung von *Systylis*-Kolonien in den Rasenaufgüssen ein. Auch schon im März konnte ich Kolonien zur Aufzucht bringen. Die üppige Entfaltung der Stöckchen dauerte bis in den Mai hinein, vom zweiten Drittel dieses Monats an zeigte sich jedoch immer schwächeres Wachstum, wohl infolge der höheren Temperaturen, die in während des Sommers angesetzten Aufgüssen entweder überhaupt die Entwicklung von *Systylis*-Kolonien verhindern oder nur vereinzelt kümmerliche Stöckchen entstehen lassen. Dagegen ergaben Kulturen im Oktober und November 1917 wieder schöne Resultate. In der Natur kommt es aber — bei Straßburg wenigstens — normalerweise nicht zur Entwicklung einer Herbstgeneration von *Systylis*, da die Wiesen dort um diese Jahreszeit nicht gewässert werden, sondern trocken dazuliegen pflegen.

Es wird von Interesse sein, festzustellen, wie sich *Systylis Hoffi* in dieser Beziehung andernorts verhält. Denn ich bin überzeugt, daß diese schöne Art, die bei Straßburg so massenhaft vorkommt,

auch in anderen Gegenden, wo Überschwemmungswiesen geeignete Lebensbedingungen darbieten, zu finden sein wird. Um ihrer habhaft zu werden, hat man nicht nötig, im Freien danach zu suchen, zumal da die festsitzenden Kolonien durch Abfischen der Wiesentümpel ja doch nicht zu erbeuten sind. Weit zweckmäßiger ist vielmehr das eingangs geschilderte Verfahren der Herstellung von Rasenaufgüssen. Ich hoffe, daß auf diese Weise recht viele Kollegen in der Lage sein werden, neue Fundorte von *Systylis Hoffi*, diesem so schönen und dankbaren Untersuchungsobjekt, zu ermitteln.

Literatur.

1. Bresslau, E., Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise unserer Stechmücken I. Über die Eiablage der Schnaken. Biol. Zentralbl. 37, 1917. S. 507—531.
2. Bütschli, O., Protozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen Abt. 3. Infusoria 1889.
3. Ehrenberg, Chr. G., Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838.
4. Greeff, R., Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Vorticellen. Arch. f. Naturgesch. 1870, Bd. I, S. 353—384 und 1871, Bd. I, S. 185—222.
5. Kent, Sav., A manual of the Infusoria. Including a description of all known Flagellate, Ciliate and Tentaculiferous Protozoa. London, III 2. Bd. 1882.
6. Schewiakoff, W., Über die geographische Verbreitung der Süßwasser-Protozoen. Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg (2) 4, 1892, S. 544—592.
7. Schroeder, O., a) Beiträge zur Kenntnis von *Campanella umbellaria (Epistylis flavicans + grandis* Ehrbg.) Arch. f. Protistenk. 7, 1906, S. 75—105
   b) Beiträge zur Kenntnis von *Epistylis plicatilis* (Ehrbg.). Ebenda S. 173—185.
8. Stein, Fr., Der Organismus der Infusionstiere nach eigenen Untersuchungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet II. Abt. 1867.
9. Trembley, A., Observations upon several species of small water Insects of the Polypous kind. Philos. Transact. 44, 1747, S. 627—655.

Bemerkungen über die sogenannte Verpuppung der Rhabditis coarctata Leuckart und das Bilden von Zysten bei Nematoden überhaupt.

Von Dr. G. Steiner, Thalwil-Zürich.

(Vorläufige Mitteilung.)

Die Zystenbildung bei Nematoden ist eine seit langem bekannte Erscheinung, aber durchaus kein Attribut sämtlicher Vertreter der Klasse. Sehen wir von den Parasiten ab, so finden wir auch unter den sogenannten freilebenden Formen die Fähigkeit zum Zystenbilden nur auf einige ökologische Gruppen beschränkt. So ist für die große Zahl mariner Nematoden heute noch in keinem Falle Zystenbildung beobachtet worden; auch bei typischen, ausschließlichen Süßwasserformen scheint sie zu fehlen. Nur die große Gruppe der Terricolen

hat diese Fähigkeit als Anpassung an besondere Lebensbedingungen erworben. Vermutlich kommt dieses Vermögen nicht allen Terricolen zu. Wir wissen heute, daß jene Formen, die die Fähigkeit dazu haben, sie in sehr verschiedenem Grade besitzen. Es gibt da eine lange Reihe von Abstufungen. Am ausgebildetsten und in vollendetster Form treffen wir sie bei zwei ökologischen Gruppen, den Fäulnis- und Kotbewohnern einerseits und den Bewohnern von Pflanzenpolstern, namentlich Moos- und Flechtenrasen andererseits.

Die Bedeutung der Zysten bei Nematoden wurde hauptsächlich darin gesehen, daß es mit ihrer Hilfe einer Form ermöglicht wird, ungünstige Außenverhältnisse zu überdauern und erst bei Eintritt besserer Umstände ihren Lebenszyklus fortzusetzen. Halten wir uns an ein Beispiel. Bei moosbewohnenden *Aphelenchus-*, *Tylenchus-*, *Plectus*-Arten u. s. w. wird die Zeit des Austrocknens der Moosrasen im Zystenstadium überdauert; ein frischer Regen weckt all diese Tiere wieder aus ihrer Asphyxie, die Zysten werden gesprengt und die individuelle Entwicklung der Tiere geht weiter. Ähnlich wirkt bei Fäulnis- und Kotbewohnern der Nahrungsmangel.

Die Zyste ist also eine zweckmäßige, eine erhaltungsmäßige Einrichtung, die den Tieren, hier also einigen Nematodenformen, ermöglicht, ungünstigen Außenverhältnissen ihren vernichtenden Charakter zu nehmen.

Damit ist aber die Bedeutung der Zysten noch nicht erschöpft. Wie bei den Einzelligen und vielen anderen niederen Metazoen erweisen sie sich auch bei den Nematoden als vorzügliche Einrichtung zur Verbreitung der Arten. Nicht umsonst sind gerade die moosbewohnenden und auch die saprozooischen Nematoden weltweit verbreitet. Als Zyste konnten sie durch Winde, Wasser, Strömungen, Mensch und Tier nach allen Seiten verschleppt werden. Auf die Modalitäten unter denen dies geschehen kann, wollen wir hier nicht eintreten. Es soll nur betont werden, daß der Zystenbildner und auch die Zyste sich dabei fast immer völlig passiv verhalten und dem Zufall alles überlassen wird.

Nun gibt es auch hier einzelne Ausnahmefälle. Auf einen solchen möchten wir an dieser Stelle verweisen. Er ist eigentlich nicht neu, sondern schon von Leuckart zu Beginn der neunziger Jahre des verflossenen Jahrhunderts entdeckt worden. Er hat aber trotz des Interesses das er verdient, kaum Beachtung gefunden. Der Grund mag darin liegen, daß Leuckart selbst den eigentlichen Charakter der Erscheinung und namentlich ihre Bedeutung nicht deutlich erkannt hat oder wenigstens nicht genügend klar und scharf hervorhebt.

Es handelt sich um die Enzystierung der *Rhabditis coarctata* Leuckart. Der erwähnte Forscher hat sie als Verpuppung bezeichnet und sah eben die interessante Seite des Falles wie es scheint nur darin, daß damit zum ersten Male für Nematoden das Vorkommen einer Verpuppung nachgewiesen sei.

Wir werden gleich sehen, wie er zu dieser Annahme kam. Über seine Beobachtungen hat er an der ersten Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft im Jahre 1891 in Leipzig berichtet[1]). Er schildert in dieser Mitteilung in kurzen Zügen, wie an den Mundteilen und Beinen, namentlich an den Tarsen des weitverbreiteten und gemeinen Dungkäfers *Aphodius fimetarius* L. gegen den Herbst hin oft Hunderte kleiner weißlicher Schläuche zu beobachten seien. Es sind die „Puppen" einer sich an diesen Stellen festheftenden *Rhabditis*, deren Lebensgang der Forscher kurz zeichnet. Die Larven dieses Nematoden heften sich vor ihrer dritten Häutung fest; ihre Haut wird verdickt, es bildet sich eine tönnchenförmige Puppe, deren Gestalt nur mehr entfernt an die frühere Körperform erinnert. Werden diese Puppen in feuchte Umgebung gebracht, so treten die in ihnen enthaltenen Larven wieder aus, machen ihre letzte Häutung durch und erreichen das geschlechtsreife Stadium, das allerdings ziemlich wenig an die frühere Larvenform erinnere.

Leuckart hat dieser Mitteilung keine Ergänzung folgen lassen und auch keine Abbildungen veröffentlicht. Dies wird mit ein Grund gewesen sein, daß der interessante Fall so wenig beachtet und fast vergessen wurde.

Im Sommer 1917 lenkte Herr Geh. Regierungsrat Prof. Dr. J. W. Müller in Greifswald meine Aufmerksamkeit auf den interessanten Nematoden. Er übermachte mir in liebenswürdiger Weise das erste Untersuchungsmaterial. So wurde es mir möglich die eigenartigen Zysten, denn um solche handelt es sich, näher zu untersuchen. Über die Lebensgeschichte des Tieres wie über einige andere Einmieter des *Aphodius fimetarius* hoffe ich später ausführlich berichten zu können.

Eine einzelne Zyste ist auf Abbild. 1 dargestellt. Mit dem Vorderende ist sie am Käferbein oder an einem Mundteil des Käfers festgeheftet; dieser vorderste Teil ist stielartig verengt, zeigt aber auf der Oberfläche ganz die Beschaffenheit, die wir auch am Mittel- und Hinterkörper finden. Auf diesen stielartigen Abschnitt folgt der Hauptteil der Zyste, der ganz zylindrische bis leicht tönnchenförmige Gestalt hat. An seinem Hinterende faltet sich die Zystenhaut ein, es folgt ein kürzerer engerer Abschnitt, dann wieder eine Falte und darauf der Zystenschwanz, dessen Basis leicht angeschwollen ist. Der Schwanz selbst ist stark verlängert, läuft fadenförmig spitz aus und erreicht ungefähr ein Drittel der ganzen Länge der Zyste. Die Oberfläche derselben ist regelmäßig skulpturiert; quere, stäbchen- bis plättchenartige Verdickungen der Zystenhaut sind zu 22 Längsreihen geordnet. Zwischen diesen gerundeten, insgesamt wulstartig vorspringenden Längsreihen sind verhältnismäßig tiefe trennende

1) Verhandlung. Deutsch. Zoolog. Ges., Bd. 1 S. 54—46.

Längsfurchen. Die Zystenhaut zeigt bis auf den Schwanz überall dieselbe Beschaffenheit. Schon an der Schwanzbasis werden aber die stäbchenartigen Verdickungen kleiner; je mehr der Schwanz fadenförmig wird, um so kleiner werden sie, bis sie zuletzt als strichförmige Gebilde ganz verschwinden.

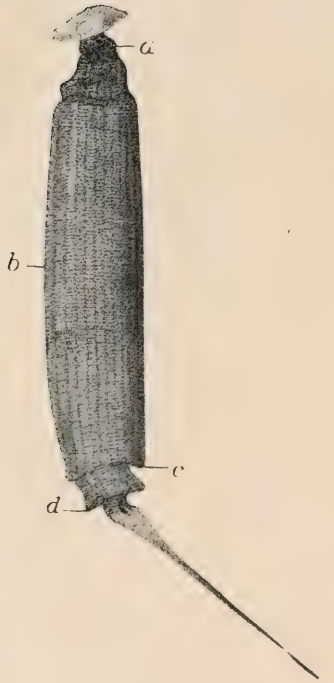


Abb. 1. Zyste der *Rhabditis coarctata Leuckart*. *a* Stil der Zyste, *b* zylindrischer Mittelabschnitt der Zyste, *c* vordere Schwanzfalte, *d* hintere Schwanzfalte; K.Ok.. 8 u. Apochr. Imm. 2 mm.

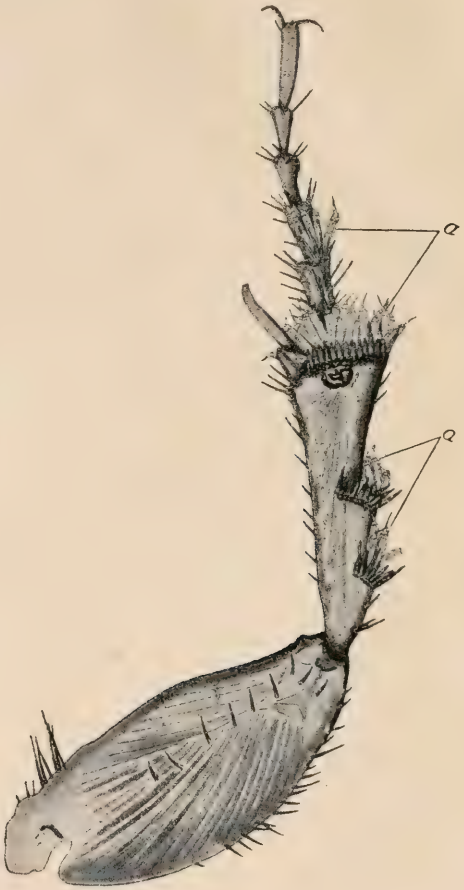


Abb. 3. Ein Bein des *Aphodius fimetarius* mit mehreren festgehefteten Büscheln und Gruppen von Zysten (bei *a*). Man beachte wie die Zysten stets an Stellen festgeheftet sind, die von Borsten und Zähnen des Käferbeines überragt und geschützt werden. H.Ok. 2 Obj A.

Im Innern der Zyste findet sich in enge Windungen gelegt, die Larve; sie bildet einen im zylindrischen Zystenabschnitt liegenden längsovalen Körper (vgl. Abb. 2 bei D). Das Sprengen der Zyste erfolgt immer an derselben Stelle, nämlich am ersten Schwanzwulst; die Schwanzkappe wird dabei völlig abgeworfen, der Wulst bezw. die

Ringfalte ringsum gerissen (vgl. Abb. 2 bei C). Die leere Zystenhülle bleibt dann weiter am Insekt hängen.

Die Zysten sitzen, wie schon Leuckart hervorgehoben hat, an den Beinen, hier auch an den Tarsen und an den Mundteilen des Käfers. Nie habe ich sie an anderen Stellen desselben beobachtet. Auch an den erwähnten Gliedmaßen haben sie stets ihre besondere Anordnung, von der kaum abgewichen wird. Sie stehen nämlich immer

Abb. 2. Ein einzelnes am Käferbein festsitzendes Büschel von Zysten; bei *c* gesprengte Zysten; die Schwanzkappe ist abgeworfen. H.Ok. 2 Obj. II.

nach hinten und außen ab. Weiter begeben sie sich immer in den Schutz der an diesen Gliedmaßen vorhandenen Borsten- und Zahnreihen, was die Abb. 2 und 3 sehr deutlich zeigen. Erst wenn alle diese geschützten Stellen völlig besetzt sind, werden auch andere zum Festheften benutzt. So trifft man die weißen Schläuche an den erwähnten Stellen zu ganzen Büscheln und Säumen geordnet, die schon mit bloßem Auge gut sichtbar sind. In Abb. 2 ist ein solches Zystenbüschel stärker vergrößert dargestellt.

Welche Bedeutung haben nun diese Zysten, d. h. was für eine Rolle spielen sie im Leben ihrer Bildner. Leuckart ist auf diese Frage eigentlich nicht eingetreten und doch lag sie auf der Hand. Er hat die Zysten auch nicht als solche bezeichnet, sondern als Puppen. Man wird fragen warum. Er scheint die ganze Erscheinung, den ganzen Vorgang als eine Art Verwandlungsakt angesehen zu haben, deshalb seine Bezeichnung der Zyste als Puppe. Zu dieser Ansicht scheint er irrtümlicherweise dadurch gekommen zu sein, daß er aus den Zysten ganz anders beschaffene Tiere ausschlüpfen gesehen haben will, als jene Larven waren, die sie bildeten. Soweit ich die Sache heute überblicke, hat der berühmte Parasitenforscher hier zwei verschiedene *Rhabditis*-Formen in ein und denselben Entwicklungszyklus gebracht. Es ist dies ein Irrtum, der nicht einzig dasteht und bei den Schwierigkeiten artreiner *Rhabditis*-Kulturen auch begreifbar ist. Zur Straßen[2]) und Fuchs[3]) haben übrigens schon auf einige solcher Verwechslungen hingewiesen. Sie waren bei unserer Form um so leichter möglich, weil auch *Aphodius fimetarius* erstens verschiedene Nematodenparasiten beherbergt, zweitens unter den Flügeldecken wie es scheint sogar mehrere *Rhabditis*-Arten in Form von Dauerlarven oft zu Hunderten als Einmieter mit sich führt und drittens der Kuhmist, in dem sich der Käfer herumtreibt, ja ohnehin namentlich Rhabditiden enthält. Was dann jeweilen zusammengehört, ist recht schwer zu entscheiden und Irrtümer sind leicht möglich. Man braucht nur nachzulesen was Fuchs hierüber schreibt. Er fand bei seinen Studien über die Parasiten der beiden Borkenkäferarten *Ips typographus* L. und *Hylobius abietis* L. Verhältnisse, die denen des *Aphodius fimetarius* völlig gleichen.

Die Zysten der *Rhabditis coarctata* Leuckart spielen natürlich für die Ausbreitung der Art die größte Rolle[4]). Dadurch, daß das Tier sich vor dem Einzysten an den Käferbeinen u. s. w. festheftet, sorgt es selbsttätig für diese Ausbreitung. Der Käfer geht mit den vielen Zysten nach neuen Misthaufen, nach neuen Kuhfladen; dort wird die Zyste gesprengt, die Tiere treten aus und vollenden ihre Entwicklung u. s. w.

Das Eigentümliche am ganzen Vorgang bleibt natürlich, daß nur die Gliedmaßen des Käfers zum Festsetzen der Larven benutzt wer-

2) Zur Strassen, Otto, Bradynema rigidum. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 54, 1892.

3) Fuchs, Gilbert, Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten, 1. des *Ips typographus* L., 2. des *Hylobius abietis* L. Zool. Jahrb. Syst., Bd. 38.

4) Fuchs äußert übrigens S. 115 seiner Arbeit bezüglich unserer Rhabditis dieselbe Ansicht und auch Prof. Dr. J. W. Müller vertrat sie schon in seiner ersten brieflichen Mitteilung ohne Kenntnis jener Stelle bei Fuchs und jener Mitteilung Leuckarts zu haben.

den. Die Vermutung liegt nahe, anzunehmen, daß das Bewegen dieser Glieder die *Rhabditis*-Larven zum Festheften reize, daß unbewegliche Körper, auch wenn sie chitiniger Art sind, nicht den nötigen Anreiz ausüben. Diese Annahme scheint sich auch durch eine briefliche Mitteilung von Herrn Prof. Dr. J. A. Müller zu bestätigen. Er war nämlich, ohne Kenntnis von der Leuckart'schen Beobachtung zu haben, zuerst bei Studien an Dipteren-Larven auf die Zysten der vorliegenden *Rhabditis* aufmerksam geworden. Dieselben sollen an einer solchen Dipterenlarve oft bis zu hundert Exemplaren am Kopfe festsitzen. Leider ist es mir bis jetzt nicht gelungen, derartige Fliegenlarven aufzufinden. Wir müssen aber annehmen, daß der lebhaft bewegte Kopf der Fliegenlarven hier auf die *Rhabditis*-Larven denselben Anreiz ausübte, wie dort die Gliedmaßen des Käfers. Aber, und hier ist für die Auffassung der ganzen Erscheinung als zweckmäßiger Einrichtung ein springender Punkt, die Dipterenlarven können für die Ausbreitung der Zysten nicht die Bedeutung haben, wie jener Käfer. Die Dipterenlarven werden ja lediglich im schon bewohnten Dunghaufen bleiben, hier höchstens immer wieder die feuchten Stellen aufsuchen, aber beim Vertrocknen oder Schwinden des Dunghaufens nicht an eine örtlich entfernte neue Nahrungsstelle zu gehen vermögen. Ja, bei der Verwandlung zur Imago wird die Larvenhaut abgeworfen und damit bleiben auch die an dieser festsitzenden Zysten liegen und die Einrichtung scheint uns wenn nicht völlig nutzlos so doch von weit weniger förderndem Charakter für die *Rhabditis* als die Festheftung der Zysten am Käfer. Es liegt nahe, anzunehmen, der Vorgang des Festheftens dieser Zysten sei hier noch unvollkommen ausgebildet. Die *Rhabditis*-Larven sind in ihren Instinkthandlungen noch nicht genügend scharf nur auf den weit vorteilhafteren Käfer eingestellt. Wenn hier Selektion einsetzt, was uns möglich scheint, könnte schließlich eine völlige Einstellung nur auf den Käfer erfolgen. Dies sind Probleme, die sich uns aufdrängen beim Betrachten der merkwürdigen Zystenanheftung, wie die *Rhabditis coarctata* Leuckart sie ausübt. Wir glaubten einen weiteren Kreis hier auf diese interessante Erscheinung aufmerksam machen zu müssen.

Die metöke Myrmekoidie.

Tatsachenmaterial zur Lösung des Mimikryproblems.

(Mit 13 Textfiguren.)

Von Franz Heikertinger, Wien.

Das Mimikryproblem kann nur streng kritisch-empirisch, nur an der Hand von Tatsachenreihen gelöst werden. Hypothetische Erörterungen über die größere oder geringere Wahrscheinlichkeit

dieser oder jener Möglichkeit — eine heute noch vielfach beliebte Methode der Problembehandlung — sind müßig und führen zu keinem realen Ergebnis.

Die folgenden Erörterungen gelten der tatsachengemäßen Untersuchung der metöken Myrmekoidie, d. i. der insektenfressertäuschenden Nachäffung von Ameisen durch wehrlose Arthropoden.

Diese Erörterungen zerfallen in drei Abschnitte. Im ersten soll das objektiv gegebene Tatsachenmaterial der Ähnlichkeiten an sich vorgeführt werden. Im zweiten Abschnitt sollen die heute geltenden Meinungen der biologischen Forscher über die vor Feinden schützende Bedeutung dieser Ähnlichkeiten und über die natürlichen Feinde der Ameisennachahmer Darstellung finden. Im dritten Abschnitt endlich sollen exakt erforschte Erfahrungstatsachen über die natürliche Nahrung dieser Feinde als Prüfung der fundamentalen Voraussetzungen der Ameisenmimikry, zusammengestellt werden, aus welchen zahlenmäßig ein Urteil zu gewinnen sein wird, ob eine metöke Myrmekoidie als Selektionsergebnis wahrscheinlich oder möglich ist. Die Untersuchung wird demnach hier ausschließlich nach der ökologischen Methode erfolgen[1]).

In allen drei Teilen legen mir Raumesrücksichten Knappheit und Beschränkung auf. Immerhin soll eine hinreichend große Anzahl von Fällen dargelegt werden, um dem unbefangenen Leser das allen Tatsachen gemeinsam zugrunde liegende Prinzipielle ohne Zweifelsmöglichkeit erkennen zu lassen. Die Untersuchungen sollen sich nur auf Tatsachen beschränken, damit das Urteil ein zwingendes und die Lösung der Frage eine endgültige sei.

*

Begriff und Wort „Myrmekoidie", primär lediglich im Sinne von „Ameisenähnlichkeit", rühren von E. Wasmann her. Er unterscheidet[2]): „Es gibt eine Myrmekoidie, die bloß eine morphologische Familieneigentümlichkeit ist, ohne nachweisbare biologische Bedeutung; es gibt ferner eine andere Myrmekoidie, welche zum Schutze gegen insektenfressende Wirbeltiere dient; es gibt endlich eine Myrmekoidie, welche auf Täuschung der Ameisen hinzielt und einen An-

1) In einer anderen Arbeit habe ich ähnliche Untersuchungen ausschließlich nach der morphologisch-analytischen Methode, nach der vergleichenden Beurteilung der Ähnlichkeiten in morphogenetischer Hinsicht, die hier völlig außer Betracht gelassen ist, geführt (Die morphologisch-analytische Methode in der Kritik der Mimikryhypothese, dargelegt an der Wespenmimikry [Sphekoidie] der Bockkäfer. Zoolog. Jahrbücher v. Spengel [in Vorbereitung]). Beide Methoden führen in wissenschaftlicher Durchführung zu übereinstimmenden Ergebnissen.

2) Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica, Heft 26, Stuttgart 1899, S. 41.

passungscharakter an die myrmekophile Lebensweise bildet." Er bezeichnet diese letztere als „Mimikry der Ameisengäste, deren Zweck die Täuschung der eigenen Wirte ist" und teilt sie in eine „passive Mimikry", welche täuschende Ähnlichkeit der äußeren Erscheinung, und in eine „aktive Mimikry", welche Nachahmung des Benehmens der Wirte ist.

Hieraus möchte ich hervorheben, daß Wasmann erstens das Dasein einer biologisch wertlosen Ameisenähnlichkeit ausdrücklich feststellt und daß er zweitens die täuschende Ähnlichkeit der Gäste mit ihren Wirten eine „Mimikry" nennt. Mit letzterem Vorgehen steht er allerdings im Einklang mit allen Autoren vor ihm und nach ihm. Dennoch scheint mir dieses Vorgehen nicht zweckmäßig.

A. Jacobi, der Verfasser des neuesten zusammenfassenden Mimikrywerkes[3]), folgt ihm hierin und führt zwei neue Termini ein. Er bezeichnet die gegen Insektenfresser schützende Ameisenähnlichkeit als „metöke Myrmekoidie" oder „Metökie", die gegen die Wirtsameisen schützende Ähnlichkeit als „synöke Myrmekoidie" oder „Synökie".

Wenn aber Jacobi den Begriff „Mimikry" in zeitgemäßem, klarem, engem Sinne als „schützende Nachäffung gemiedener Tiere durch andere Tiere desselben Wohngebietes" definiert[4]), dann ist die von ihm als Mimikry aufgeführte Synökie gar keine Mimikry. Dann fehlt ihr ja das für den Mimikrybegriff Typische, die auffällige, gewissermaßen drohende, warnende Ähnlichkeit mit einem von dem Feinde gemiedenen Tiere.

Der nachahmende Ameisengast will gar nicht auffallen, will gar nicht drohen, nicht warnen; und das Modell ist kein von dem Feinde, d. i. von der Wirtsameise, gefürchtetes oder gemiedenes Tier, sondern der eigene, wohlwollend behandelte oder unbeachtete Artgenosse desselben. Der Nachahmer will nur unbeachtet, nur verborgen bleiben. Das Prinzip seiner Nachahmung ist ein kryptisches; das Prinzip jeder Warntracht (Warnfärbung und Warnform) und Mimikry — welch' letztere ja lediglich nachgeahmte Warntracht ist — aber bleibt das Auffallen, Drohen, Warnen. So kann Synökie dem Prinzip nach nur ein Fall jener Erscheinungen sein, die Jacobi als „schützende Ähnlichkeit" bezeichnet[5]), wobei diese Kategorie allerdings vom unbeweglich verharrenden Modell auf das sich bewegende auszudehnen sein wird[6]).

---

3) Mimikry und verwandte Erscheinungen. Braunschweig 1913, Verl. Friedr. Vieweg & Sohn. S. 95 ff.

4) l. c. p. 64.

5) l. c. p. 10—42.

6) R. Puschnig (Carinthia II, Mitt.-Verein Naturhist. Landesmus. Kärnt., 106.—107., 1917, S. 50) hat für Jacobi's „Schützende Ähnlichkeit" das Wort „Mimese"

Von der synöken Myrmekoidie, die somit — was bislang übersehen wurde — keine Mimikry ist, wird in den folgenden Ausführungen nicht mehr die Rede sein.

Mit voller logischer Strenge beurteilt, entspricht allerdings auch die metöke Myrmekoidie dem Mimikrybegriffe nicht. Mimikry oder Scheinwarntracht ist vorgetäuschte Warntracht. Warntracht aber ist ein grelles, auffälliges Kleid, das durch Grellheit, Auffälligkeit warnend wirkt. Nur zur selektionistischen Erklärung der Daseinsmöglichkeit grellbunter Trachten wurde der Warntrachtbegriff („Trutztracht") von A. R. Wallace aufgestellt; eine nicht auffällige Warntracht wäre widersinnig. Nun tragen aber die Ameisen kein grellbunt auffälliges, sondern weit eher ein unauffälliges, verbergendes Kleid. Ihre Tracht kann logisch keine Warntracht, deren „Nachahmung" keine Scheinwarntracht oder Mimikry sein (Näheres hierüber in meinem Artikel Exakte Begriffsfassung usw.). Lediglich die außerhalb des Rahmens dieser Arbeit fallende „Mutilloidie", die Ähnlichkeit mit grellbunten Mutillen wäre eine Mimikry genauen Sinnes. Im folgenden soll indes der Mimikrybegriff noch im alten, die unauffälligen Ameisen umfassenden Sinne Anwendung finden.

I. Ähnlichkeitstatsachen.

Für eine Ameisenähnlichkeit kommen naturgemäß fast ausschließlich aptere Arthropoden in Betracht. Der Hauptsache nach sind es drei Gruppen, die typische Mimetiker stellen:

Arachniden,
Hemipteren,
Orthopteren.

Bei Koleopteren und Lepidopterenraupen ist die metöke Myrmekoidie nur unvollkommen entwickelt. Unter den Ameisen selbst sollen einige besonders wehrhafte Arten durch minder wehrhafte „nachgeahmt" werden. Hier wie bei den ameisenähnlichen Hymenopteren überhaupt ist indes der Begriff der Mimikry kaum mehr gegeben und die Ähnlichkeit findet ihre Erklärung in der natürlichen Verwandtschaft der Tiere untereinander.

geprägt. Ich möchte die Annahme dieses gut klingenden Terminus befürworten und den auch auf die Ähnlichkeit mit lebenden Tieren — sofern Unbeachtetbleiben das wirkende Prinzip ist — ausgedehnten Begriff unterteilen in eine Zoomimese, eine Phytomimese und eine Allomimese, je nachdem das Modell ein Tier, eine Pflanze (Pflanzenteil) oder irgend ein anderer Gegenstand ist. (Näheres hierüber in meinen Aufsätzen: Exakte Begriffsfassung und Terminologie im Problem der Mimikry und verwandter Erscheinungen. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie 1919 (im Erscheinen). — Versuch einer kritischen Übersicht der Form- und Färbungsanpassungen der Organismen (in Vorbereitung).)

Die Myrmekoidie der Spinnen wurde eingehender zuerst von E. G. Peckham behandelt[7]). Auf Peckham's Darlegungen fußen die Angaben E. Haase's in seinem großen Mimikrywerke[8]). Spätere Angaben hat R. J. Pocock[9]) und nach ihm Jacobi zusammengestellt. Nachstehend eine Anzahl Einzelheiten.

Die südamerikanische Clubionide *Myrmecium nigrum* ähnelt täuschend der Ameise *Pachycondyla villosa*. Die Clubionide *Micaria scintillans* ist nicht nur in Gestalt, sondern auch im Gebahren der schwarzen Waldameise *Formica rufibarbis*, zu der sie sich gesellt, ähnlich. Die nordamerikanischen Salticiden (Attiden) *Peckhamia picata* und *Synemosyna formica*[10]) ähneln gleichfalls in Gestalt (Fig. 1—2)

Fig. 1—3. Myrmekoide Spinnen.

Fig. 1. *Synageles (Peckhamia) picata.* Fig. 2. *Synemosyna formica.* Fig. 3. *Myrmarachne formosana.*

Fig. 1—2. Nordamerikanische Springspinnen, nach G. W. u. E. G. Peckham, Occasional Papers of Nat. Hist. Soc. Wisconsin. I. p 110—112; 1889. — Fig 3. Asiatische Springspinne, nach A. Jacobi, Mimikry und verwandte Erscheinungen. Braunschweig 1913, p. 99.)

wie Bewegungen auffällig Ameisen. Einzelne Forscher betonen sogar, daß im allgemeinen das ameisenhafte Gebahren einer Spinne das an der Täuschung wirksamere sei und selbst dann Verwechslungen her-

7) Protective Resemblance in Spiders. Occas. Papers of Nat. Hist. Soc. Wisconsin. Vol. I/2, Milwaukee 1889. — Ant-like Spiders of the Family Attidae. Ibid., Vol. II/1, 1892.

8) Untersuchungen über die Mimikry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden. II. Teil: Untersuchungen über die Mimikry. Mit 8 Taf. Bibliotheca Zoologica VIII. Stuttgart 1893.

9) Mimicry in Spiders. Journ. Linn. Soc. Zool. Bd. 30, p. 256—270, Taf. 32.

10) Beide Arten abgebildet bei Peckham und reproduziert bei: E. B. Poulton, Natural Selection the Cause of Mimetic Resemblance and Common Warning Colours. Journ. Soc. Zool., Bd. 24, 1898, p. 589.

vorrufe, wenn die Gestalt der Spinne kaum etwas Myrmekoides an sich habe.

Auf Ceylon lebt *Myrmarachne plataleoides* in Gemeinschaft mit der ihr Nest aus Blättern zusammenspinnenden Ameise *Oecophylla smaragdina*, ihr ähnlich. F. Doflein[11]) bildet diese Art, Jacobi[12]) bildet *Myrmarachne formosana* ab (Fig. 3). Das Bild einer ameisenähnlichen Salticide *(Salticus ichneumon?)* aus Ostafrika bringt J. Vosseler[13]). Bei den amerikanischen Argiopiden *Ildibaha mutilloides* und *myrmicaeformis* findet sich sogar mimetischer Sexualdimorphismus: die verborgener lebenden Weibchen sind dornbewaffnet, die — angeblich mehr Gefahren ausgesetzten — Männchen dagegen myrmekoid[14]).

Die letzte Zusammenfassung myrmekoider Spinnen (nebst charakteristischen Habitusbildern von 7 Arten und einem reichen Literaturverzeichnis) bietet F. Dahl[15]). Ich zitiere die Darlegungen dieses Spinnenkenners etwas ausführlicher.

„Die Ameisenähnlichkeit kommt bei den Spinnen dadurch zustande, daß erstens der Körper gestreckt und mehr oder weniger mit Quereinschnürungen bezw. mit Querzeichnungen, welche Einschnürungen vortäuschen, versehen ist, daß zweitens die Vorderfüße gebogen vorgestreckt und tastend bewegt werden wie die Fühler der Ameisen, daß drittens der Körper oft, wie der gewisser Ameisen, mit Stacheln versehen ist, daß viertens die Taster der Spinnen oft verbreitert sind und die Mandibeln der Ameisen vortäuschen und daß fünftens auch die Farbe bezw. der Seidenhaarglanz der Ameisen bei den Spinnen sich wiederholt. Ameisenähnlichkeit kommt in verschiedenen Spinnenfamilien vor, besonders allerdings in denjenigen Familien, die schon ohnedies einen gestreckten Körper besitzen, wie die Clubioniden und Salticiden; dann aber auch bei den Theridiiden *(Laseola)*, den Micryphantiden, den Araneiden und sogar bei den Krabbenspinnen oder Laterigraden, bei denen eine gestreckte Körperform geradezu Ausnahme von der Regel ist. Unter den Clubioniden sind es besonders die Gattungen *Sphecotypus*, *Myrmecium*[16]), *Micaria*,

11) Ostasienfahrt. Leipzig 1906. — Auch: Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben. Bd. II: Das Tier als Glied des Naturganzen. Leipzig 1914, S. 400.

12) l. c. p. 99.

13) Die Gattung Myrmecophana Br. Zool. Jahrb. (Spengel), Abt. f. Syst., Bd. 27, 1908, S. 196.

14) In der Regel soll bei geschlechtlich verschieden gestalteten Tieren das für die Fortpflanzung bedeutungsvollere Weibchen mehr Schutz benötigen und auch besitzen.

15) Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere mit bes. Berücksichtigung der Lebensweise. I. Teil: Die Beziehungen des Körperbaues und der Farben zur Umgebung. Jena 1913, S. 88—90. Literaturverzeichnis S. 111—112.

16) Abbildungen von *Sphecotypus niger* und *Myrmecium fuscum* bringt R. Heymons in Brehm's Tierleben (4. Aufl., Bd. II, 1915, S. 668).

Phrurolithus, Castaneira, Thargalia u. s. w., welche man mehr oder weniger leicht mit Ameisen verwechseln kann. So gleicht der südamerikanische *Sphecotypus niger* (Fig. bei Dahl) einer dortigen Ameise *Neoponera unitentata*, wie Viehmeyer hervorhebt, in überraschender Weise. Die *Myrmecium*-Arten (Fig. bei Dahl) gleichen *Eciton*-Arten. Unter den Salticiden sind es besonders die Gattungen *Salticus, Synageles, Synemosyna, Peckhamia, Tutelina* u. s. w., die sich durch Ameisenähnlichkeit auszeichnen. Am meisten fallen einige Tropenformen, z. B. *Salticus contractus* von Ceylon (Figur bei Dahl) durch ihre Ameisenähnlichkeit auf. Aber auch unser einheimischer *Salticus formicarius* ist, wenn man ihn am Boden kriechen sieht, von einer Ameise kaum zu unterscheiden. Derartige ameisenähnliche Spinnen erscheinen uns allerdings namentlich dann als ameisenähnlich, wenn Ameisen nicht zum Vergleich zur Stelle sind. Zu den interessantesten ameisenförmigen Spinnen gehört eine Krabbenspinnengattung *Aphantochilus* (Fig. bei Dahl), weil sie gewissen stacheligen Ameisen täuschend ähnlich ist. Eine zweite Krabbenspinne von eigenartiger Form *Amyciaea lineatipes* (Fig. b. D.) soll nach Angabe der Forscher, welche sie lebend beobachteten, der im Orient so häufigen Papierameise, *Oecophylla smaragdula* sehr ähnlich sein, und zwar soll der Körper in umgekehrter Form wiedergegeben werden: Die schwarzen Flecke auf dem Abdomen sollen die Augen darstellen. Aus der Familie der Micryphantiden ist es besonders die südeuropäische *Formicina mutinensis* (Fig. b. D.), welche einer Ameise recht ähnlich ist und welche auch, wie diese am Boden laufend gefunden wird. Aus der Familie der Radnetzspinnen besitzt die südamerikanische *Ildibaha mutilloides* Ameisenform (Fig. b. D.).“

Über die ameisenähnlichen Wanzen lieferte zuerst O. M. Reuter eine übersichtliche Arbeit[17]). Auf seinen Angaben fußen jene Haase's. Später hat G. Breddin eine Reihe von Fällen zusammengestellt[18]) und einen letzten Überblick gibt Jacobi. Literaturangaben bei diesen Autoren. Reuter kennt etwa hundert myrmekoide Wanzenarten[19]).

Es handelt sich zumeist um die flügellosen Larven und Nymphen von Arten der Heteropteren, hauptsächlich aus den Familien der Capsiden (Miriden), Alydiden und Lygaeiden. So gleicht die Larve von *Alydus calcaratus* den Arbeitern von *Formica rufa*, mit denen sie oft zusammenlebt[19a]). Das brachyptere Weibchen von *Mimo-*

17) Til kännedomen om mimiska Hemiptera etc. Öfvers. Finsk. Vetensk. Soc. Förh. Bd. 21, 1879, p. 140—198.

18) Nachahmungserscheinungen bei Rhynchoten. Zeitschr. f. Naturwiss., Leipzig, Bd. 69, 1896, S. 31—35.

19) O. M. Reuter, Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten. Berlin 1913, S. 138.

19a) Abbildung bei H. Stitz in Ch. Schroeder's Insekten Mitteleuropas, Bd. II, 1914, Taf. II, Fig. 34.

coris coarctatus ist myrmekoid, desgleichen das Weibchen von *Systellonotus triguttatus*[20]), das in den Kolonien von *Formica fusca* und *Lasius niger* lebt. Ameisenähnlich sind weiters etliche andere Capsiden (Miriden) wie *Pilophorus bifasciatus (cinnamopterus)*, der zusammen mit *Formica congerens* auf Kiefern, *Pilophorus (Cammaronotus) clavatus*, der mit *Lasius fuliginosus* auf Birken, Weiden u. s. w. und *Pil. confusus*, der mit *Lasius niger* an Weiden gefunden wurde.

Groß soll die Ameisenähnlichkeit der nordischen *Myrmecoris gracilis*[21]) sein; diese Art bildet nach Reuter sogar zwei Formen, deren eine, die mehr gelbrote var. *rufuscula*, unter der entsprechend gefärbten *Formica rufa*, deren andere, die mehr schwarzbraune var. *fusca*, unter der gleichfarbigen *Formica fusca* lebt. Eine andere nordische ameisenähnliche Capside ist *Myrmecophyes alboornatus*, die unter einer schwarzen *Lasius*-Art lebt. Auch *Diplacus* und *Camptotilea* sollen myrmekoid sein.

„Durch einen wahren Geniestreich der Natur", wie sich Breddin ausdrückt, wird die Larve unseres *Nabis lativentris (Reduviolus lativentris)*, die in ihren Körperumrissen nichts Ameisenähnliches hat, zur Ameise verkleidet[22]). An der Basis des Hinterleibs tritt nämlich ein weißlicher Fleck auf, der die dunkle Grundfärbung einengt und so die Körpereinschnürung einer Ameise vortäuscht (Fig. 4)[22a]).

Nach E. Wasmann[23]) scheint diese Wanze zu den Myrmekophagen zu gehören. (Nichtsdestoweniger kann die genial erdachte Ähnlichkeit derselben mit Ameisen nicht zur Täuschung der letzteren dienen, denn die Ameisen schweben nicht über der Wanze in der Luft.)

Die ostafrikanische Pyrrhocoride *Myrmoplasta myra*[24]) ähnelt der Ameise *Polyrhachis gagates* (Fig. 5—6); der Ameisengattung *Polyrhachis* ähnelt auch die Coreidengattung *Dulichius (Formicoris)*

20) Abbildung bei Reuter, 1913, S. 138. — Nach Mjöberg saugt es die Larven und Nymphen der Ameisen, in deren Bauten es lebt, aus (synöke Myrmekoidie? = Zoomimese; protektiv und aggressiv?).

21) Abbildung bei Breddin, a. a. O., Taf. I, Fig. 11. — Auch bei Stitz, a. a. O., Taf. II, Fig. 33.

22) Abb. gleichfalls bei Breddin, Fig. 10. — Auch in Brehm's Tierleben, Insekten. 4. Aufl., Bd. II, Farbentafel bei S. 142.

22a) Es sei erwähnt, daß ähnliche Abdominalzeichnungen auch bei geflügelten Hemipteren vorkommen, wo sie funktionslos sein müssen (vgl. z. B. *Mictis tenebrosa*. Bild bei Distant, Fauna of Brit. Ind., Rhynch I, p. 345.

23) Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin 1894. S. 179.

24) Abb. nach Gerstaecker bei E. B. Poulton, Journ. Linn. Soc. Zool., 1898, p. 591. — Reproduziert in: K. Kraepelin, Einführung in die Biologie. Leipzig 1909, S. 121; und: K. Kraepelin, Die Beziehungen der Tiere und Pflanzen zueinander. Bd. I (Aus Natur und Geisteswelt, Nr. 426), Leipzig 1913, S. 70.

mit der indischen Art *inflatus*[24a]). Vosseler[25]) bildet eine ameisenähnliche, vermutlich in die Nähe der Gattung *Mirperus* zu stellende Wanzenlarve ab. G. A. K. Marshall[26]) bringt die Bilder von südafrikanischen *Camponotus*-Arten und der diesen ähnlichen Wanze *Megapetus atratus*. Die chinesische Randwanze *Riptortus linearis* gleicht im Larvenzustande zuerst einer kleinen, gelben Ameise, dann als Nymphe einer größeren, schwarz-weißen.

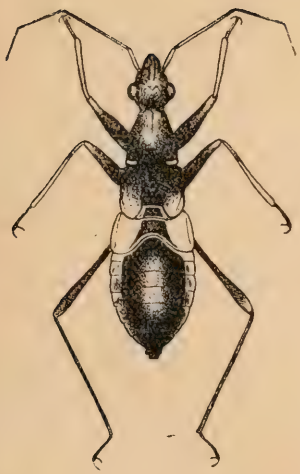


Fig. 4.
Myrmekoide Wanze. Larve der Reduvide *Nabis lativentris*. (Original.)

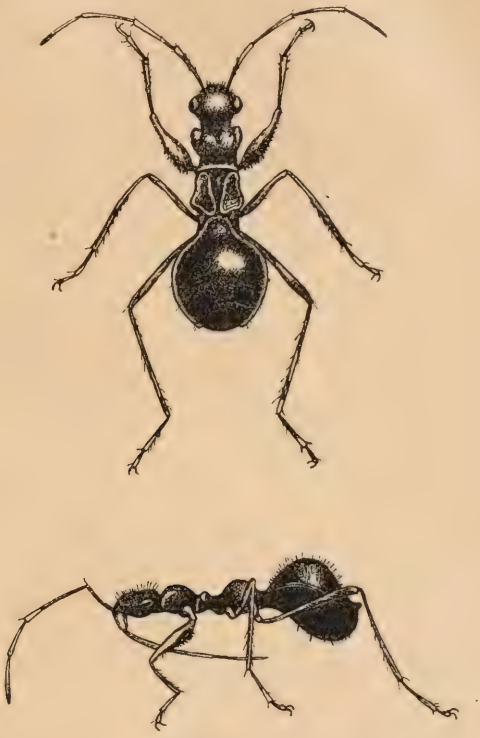


Fig. 5—6.
Myrmekoide Wanze. *Myrmoplasta myra*, Ostafrika. (Nach Gerstäcker, Fr. Stuhlmann's Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Ostafrika. I. Art. 6, Hemiptera, p. 9; Berlin 1893. [Poulton 1898, p. 591].)

Mehr als bei den Spinnen noch betonen die Forscher bei den Wanzen, daß die Ameisenähnlichkeit nicht bloß durch die Ähnlichkeit der Gestalt, sondern in wirksamerer Weise noch durch die Ähnlichkeit der Bewegungen veranlaßt werde.

24a) Bild bei W. L. Distant, The Fauna of British India incl. Ceylon and Burma. Rhynch. I, London 1902, p. 408.

25) Die Gattung Myrmecophana. S. 194, 196.

26) Five Years Observations and Experiments (1896—1901) on the Bionomics of South African Insects etc. Trans. Ent. Soc. Lond. 1902, p. 535, Taf. XIX.

Fälle von Ameisenähnlichkeit bei Homopteren (Zikaden) führt E. B. Poulton in Wort und Bild vor[27]).

Unter den Membraciden (Buckelzirpen), deren Pronotum in phantastischer Überentwicklung abenteuerliche Formen annimmt, finden sich Gestalten, deren Halsschildauswüchse, von oben betrachtet, eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Ameisenkörper besitzen, so bei den Gattungen *Heteronotus*[28]) (Fig. 7—8) und *Hemiconotus*.

Eine Mimikry, von der ich nie gewußt habe, ob ihre Vorführung so recht ernst gemeint sei, ist die von Poulton[29]) dargestellte angebliche Ähnlichkeit einer aus Britisch-Guiana stammenden Mem-

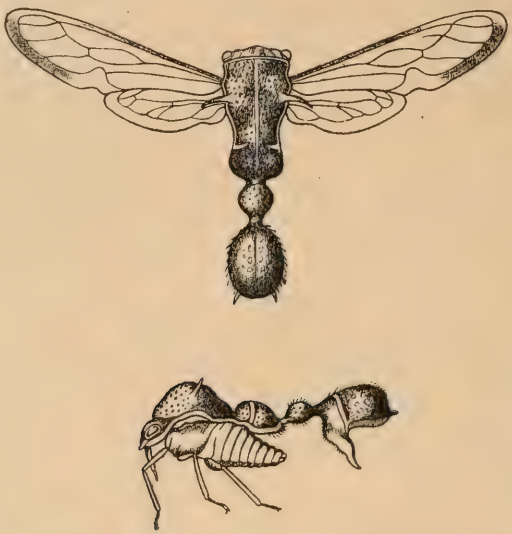


Fig. 7—8. Myrmekoide Buckelzirpe (Membracide). *Heteronotus trinodosus*, Zentralamerika. (Nach W. W. Fowler, Biologia Centrali-Americana, Rhynch., Homopt II., pl. 6 [Poulton 1898, p. 593].)

bracidenlarve, deren Körper seitlich flachgedrückt und deren Pronotum noch ungeformt ist, mit einer blattstücktragenden Blattschneiderameise, *Oecodoma cephalotes* (Fig. 9—10). —

Was die myrmekoiden Geradflügler anbelangt, so stellen hiezu die Gruppen der Fangheuschrecken, der Grillen und der Laubheuschrecken Vertreter. Die vorwiegend jüngere Literatur hierüber findet sich bei Jacobi zusammengestellt.

Von den Mantiden sind es nur junge Larven exotischer Arten, die an Ameisen erinnern.

27) Journ. Linn. Soc. Zool., 1898, p. 593—595. — Ferner: Suggestions as to the meaning of the shapes and colours of the Membracidae, in the struggle for existence. In: Buckton, A monograph of the Membracidae, p. 275, 281.

28) Bild bei Poulton nach W. W. Fowler, Biologia Centr. Amer., Rhynch. Homopt. II, t. 6.

29) Nach W. L. Sclater; erwähnt bei G. J. Romanes, Darwin und nach Darwin. I, 1892, p. 382.

Unter den Grylloden fand K. Fiebrig in Paraguay eine ameisenähnliche Form, *Phylloscirtus macilentus* (Fig. 11), die in Gemeinschaft mit *Camponotus rufipes Renggeri* auf einer Mimose lebte[30]). Auch *Myrmegryllus dipterus* ist myrmekoid.

Fig. 9—10. Südamerikanische Membracidenlarve (rechts), eine blattragende Blattschneiderameise (*Oecodoma cephalotes*, links) nachahmend. (Nach Poulton, Linn. Jour. Zool. 26, 1898, p. 594.)

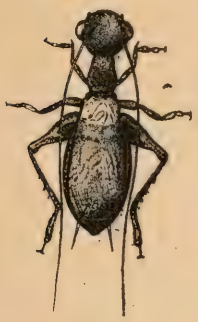


Fig. 11. Myrmekoide Gryllide. *Phylloscirtus macilentus* ♂, Paraguay. (Nach K. Fiebrig, Zeitschr. f. wissenschaftl. Insektenbiologie III, 1907, p. 101.)

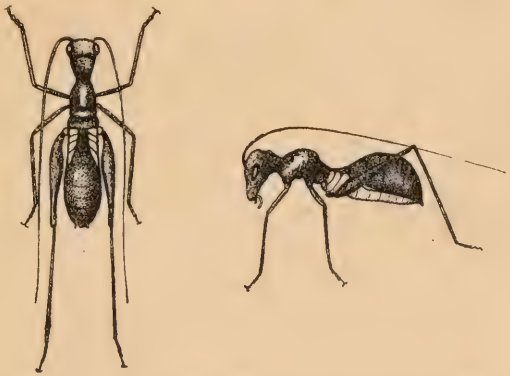


Fig. 12—13. Myrmekoide Laubheuschrecke. Larve von *Eurycorypha* (*Myrmecophana*) *fallax*, Ostafrika. (Nach C. Brunner v. Wattenwyl, Verhandl. d. k. k. zool.-botan. Ges., Wien 1883, Taf. XV, Fig. 1a b. Fühlerlänge korrigiert nach J. Vosseler, Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. 27, 1908, Taf. 8.)

Vielleicht zum bekanntesten Ameisenmimetiker aber ist durch J. Vosseler's ausführliche Arbeit[31]) die Larve der Phaneropteride

30) Nach den Abbildungen, die Fiebrig gibt (Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie, III, 1907, S. 101—106) scheint mir die Ameisenähnlichkeit eine geringe. Die Arten der Gattung *Phylloscirtus* sind durch ihre „Nachahmung" von Cicindelen bekannt. Ein unbefangener Blick in die Bearbeitung der Gattung durch H. Burmeister (*Cephalocoema* und *Phylloscirtus*, zwei merkwürdige Orthopterengattungen der Fauna Argentina. Abh. Nat. Ges. Halle, XV, 1880) und auf die derselben beigegebene Tafel zeigt lediglich kleine Grillen mit etwas vortretenden Augen und etwas verschmälerten Halsschilden, von denen Fiebrig's Art nicht nennenswert abweicht.

31) Die Gattung Myrmecophana Br. Zool. Jahrb. (Spengel), Bd. 27, 1908, 157—210, Taf. 8.

Eurycorypha fallax geworden. C. Brunner v. Wattenwyl erhielt sie aus dem Sudan und beschrieb sie in der Meinung, ein reifes Tier vor sich zu haben, unter Hinweis auf ihre Ameisenähnlichkeit als *Myrmecophana fallax*. Vosseler fand sie in Deutsch-Ostafrika wieder, beobachtete und schilderte ihre Entwicklung zur *Eurycorypha*, die eine blattähnliche grüne Laubheuschrecke ist. Das Bild dieser Heuschreckenlarve, das zuerst Brunner[32]), dann Vosseler gab, ist in zahlreichen Werken reproduziert worden[33]) (Fig. 12—13). Bis zur vierten Häutungsstufe trägt das Tier mimetische Ameisentracht und zeigt Ameisenbetragen; sodann tauscht es hiefür kryptische Blattähnlichkeit und eine dieser entsprechende träge Ruhe ein. Dieser Fall gilt als gut untersuchtes Musterbeispiel schützender Myrmekoidie.

Kaum erwähnenswert ist der Fall der angeblichen Ameisenähnlichkeit junger Schmetterlings-Raupen, von *Stauropus fagi*, den Poulton[34]) nach Portschinski in Wort und Bild vorführt. Die langsame Bewegungsart der Raupe sowie der Umstand, daß der Kopf der Larve als Hinterleib der Ameise gelten soll, dürfte diese „Mimikry" wohl von ernsthafter Erwägung ausschließen.

Unter den Käfern führt *Clerus formicarius* den Beinamen des „Ameisenartigen"; er ist indes eher mutilloid als myrmekoid. Die Familie der Anthiciden weist einen *Formicomus* auf; dessen Myrmekoidie ist aber kaum eine nennenswerte[35]). (Die synöke Myrmekoidie mancher Staphyliniden fällt nicht in den Rahmen unserer Betrachtungen.) An dem angeblich ameisenähnlichen nordamerikanischen Cerambyciden *Euderces picipes*, den Poulton abbildet, kann ich auch bei nachsichtigster Beurteilung kaum etwas Ameisenhaftes finden.

Die „Mimikry" zwischen Ameisen untereinander — der furchtsame, in Nord- und Mitteleuropa glänzend schwarze *Camponotus lateralis* soll sich daselbst an andere, streitbare, gleichfalls ganz schwarze Arten anschließen, wogegen er im Süden mit dem zweifarbigen *Crematogaster scutellaris* lebt und ihm zuliebe einen roten Kopf annimmt — ist, wenigstens vom Mimikrystandpunkt aus, keiner ernsten Beachtung wert. Nach der Definition von Wallace kann ja von mimetischer Anpassung nur dort gesprochen werden, wo der „Nachahmer" von dem normalen Bilde seiner natürlichen Verwandtschaft abweicht, was hier keineswegs der Fall ist.

Aus gleichem Grunde kann von „Mimikry" in jenen Fällen kaum gesprochen werden, da Hymenopteren anderer Familien Ameisen mehr

32) Über hypertelische Nachahmungen bei den Orthopteren. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1883, Taf. XV.

33) Poulton, 1898, p. 593; Jacobi, p. 109; Hesse-Doflein, II, S. 413; u. s. w. — Ein selbständiges Bild bringt Marshall, 1902, Taf. XIX.

34) 1898, p. 589; u. Taf. 40, Fig. 1.

35) Dasselbe gilt von den Käfern, die H. St. Donisthorpe (Trans. Ent. Soc. Lond. 1901, p. 376) als „ant-like" aufführt: *Clivina, Dyschirius, Brachynus crepitans, Atemeles, Myrmedonia, Astilbus canaliculatus, Stilicus fragilis, Anthicus.*

oder minder ähnlich werden. Die Gestalt der Ameisenarbeiterinnen ist ja schließlich nichts anderes als eben die Gestalt eines flügellosen Hymenopterons ziemlich typischer Prägung.

So ähneln unter den Schlupfwespen[36]) besonders manche Proctotrupiden, deren es zahlreiche im Wald- und Wiesenboden lebende flügellose Arten gibt, Ameisen. Sie mögen leicht in Ameisenbauten gelangen oder doch beim Aussieben solcher gefunden werden. Besonders groß ist die Ähnlichkeit bei *Tetramopria* und *Solenopsia*.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß jene Schlupfwespen, die als Ameisenparasiten nachgewiesen sind (siehe weiter unten), keinerlei Ameisenähnlichkeit zeigen, sondern sehr sonderbare Formen mit Dorn- und Gabelbildungen am Skutellum aufweisen, wodurch sie eher an gewisse Zikaden erinnern. Dagegen findet sich Ameisenähnlichkeit zahlreich bei nicht myrmekophilen Formen[37]). Unter den Chalcididen sind die Weibchen von *Eupelmus vesicularis (Degeeri)*, einem Gallenparasiten, ferner von *Eupelminus excavatus*, *Eriaylus aeneiventris* und *Mira macrocera*, sämtlich im Grase lebend, ameisenähnlich. Unter den Bethyliden sind die *Gonatopus*-Arten im flügellosen weiblichen Geschlecht besonders durch den knotigen Thorax außerordentlich ameisenähnlich; sie sind indes, soweit bekannt, nur Zikadenparasiten.

„Die meisten echten gallenerzeugenden Cynipiden sehen bei flüchtigem Hinsehen den Ameisen außerordentlich ähnlich, die geflügelten den Geschlechtstieren. Da die Gallwespen selbst durch ein unangenehm riechendes Drüsensekret gegen Vogelfraß ziemlich ‚geschützt' sind, könnte man vielleicht gar die Ameisen als die ‚Nachahmer' ansehen?"

In hohem Maße ameisenähnlich sind die apteren Weibchen der Ichneumonidengattung *Pezomachus*, Parasiten von Spinneneiern und Kokons von *Apanteles*, *Lophyrus* und Mikrolepidopteren.

II. Die den Ähnlichkeitstatsachen beigelegte Bedeutung.

Gegen die Erfahrungstatsache, daß eine Reihe von Arthropoden in den Augen des oberflächlich hinblickenden Menschen eine gewisse, in allen Graden bis zur allmählichen Unähnlichkeit hin — vertretene Ähnlichkeit mit Ameisen besitzt, wird von keinem Forscher ein Einwand erhoben werden können, wenngleich der Unbefangene zugeben wird, daß mancher anpassungsfreudige Biologe das „Ameisensehen" etwas zu weit getrieben hat und mancher angebliche Mimetiker auch in den Augen des Menschen kaum noch

36) Ich verdanke die folgenden Angaben über die Myrmekoidie der Schlupfwespen einer liebenswürdigen brieflichen Mitteilung des bekannten Chalcididenforschers Dr. Franz Ruschka, Weyer (Ober-Österreich).

37) Die sehr ameisenähnlichen *Pezomachus*-Arten wurden allerdings in Ameisennestern gefunden, doch hält Wasmann (Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin 1894, S. 167) sie kaum für gesetzmäßige Parasiten der Ameisen (vgl. weiter unten).

etwas Ameisenhaftes an sich hat, sofern nicht der gute Wille des Beobachters kräftig nachhilft. Doch dies sind Belanglosigkeiten, die das Prinzip nicht berühren. Ähnlichkeiten für das Auge des Menschen sind gegeben und die Biologie erachtete sich damit ein Problem gestellt: Welchen Nutzen gewährt diese Ähnlichkeit, wie hat sie sich im Kampfe um's Dasein, in der steten Auslese des Bestausgestatteten, herausgebildet?

Es lag nahe, an gewisse dem Menschen unangenehme Eigenschaften der Ameisen zu denken, aus diesen hypothetisch zu folgern, diese Eigenschaften dürften auch insektenfressenden Tieren unangenehm sein, hieraus hypothetisch zu folgern, daß diese Tiere keine Ameisen fräßen; sodann aus der Tatsache, daß manche Arthropoden dem Menschen ameisenähnlich erscheinen, hypothetisch zu folgern, sie dürften auch insektenjagenden, mit anderen Sinnesfunktionen als der Mensch ausgerüsteten Tieren ameisenähnlich erscheinen, dürften von diesen tatsächlich für Ameisen gehalten und (nach obiger hypothetischer Annahme) verschmäht werden. Man darf das in allen Teilen Hypothetische, auf keinerlei Erfahrungstatsachen Gegründete dieser luftigen Folgerungskette nicht übersehen.

Hinsichtlich der — vom menschlichen Standpunkte aus gewerteten — abwehrenden Eigenschaften der Ameisen zitiere ich Jacobi[38]), dessen Worte wohl die Meinung der Mehrzahl der Biologen gut zum Ausdruck bringen.

„Der Vorteil der Nachäffung besteht hier in der Möglichkeit, mit Insekten verwechselt zu werden, die sehr wehrhaft sind und durch massenweises Vorkommen ihre Kräfte vervielfachen. Was die Waffen der Ameisen anbelangt, so bestehen diese zunächst in den starken Kiefern, die durch ihre oft kolossal entwickelten Kaumuskeln als Beißzangen benutzt werden, und in einem Giftapparate. Dieser besteht aus einer, das eigenartige Ameisengift absondernden Drüse, deren Saft bei mehreren Familien durch einen Stachel in den Körper des Feindes eingeführt, bei anderen mit verkümmertem Stachel in eine mit den Beißzangen erzeugte Wunde gespritzt wird. Aber auch ohne den Feind selber zu verwunden, können ihn Ameisen sich vom Leibe halten, indem sie ihm die Absonderung der eigentlichen Giftdrüse oder — bei der Unterfamilie *Dolichoderinae* — diejenige zweier beim After ausmündenden Analdrüsen auf den Leib spritzen."

Dieser protektiven, vor Feinden schützenden Bedeutung der Ameisenähnlichkeit stellen andere Forscher eine aggressive Ausnutzung der Ähnlichkeit gegenüber. Die letztere soll den räuberisch lebenden Nachahmern, z. B. Spinnen, dazu dienen, sich ihren Beutetieren — welche gegebenenfalls eben die nachgeahmten Ameisen selbst

38) l. c. p. 96.

sein können, welche aber jedenfalls Ameisen nicht fürchten unbeachtet zu nähern. Einen Fall, in dem ameisennachahmende Spinnen unter dem Schutze der Ähnlichkeit ihre eigenen Modelle überfallen, ist dem Spinnenkenner F. Dahl nicht bekannt. „*Lasaeola procax* frißt freilich Ameisen; aber nur das reife Männchen ist ameisenförmig und gerade dieses nimmt, nachdem es Ameisenform angenommen hat, keine Nahrung mehr zu sich."

Dennoch führt R. Shelford[39]) einen solchen Fall an: Er beobachtete auf Borneo die Thomisidе *Amyciaea lineatipes*, wie sie ihr Modell, die Ameise *Oecophylla smaragdina*, aussaugte.

Für uns kommen alle Fälle aggressiver Anpassung nicht in Betracht. Sie entsprechen ebenso wie die Synökie dem Prinzipe der echten Mimikry, der warnenden Auffälligkeit, nicht; sie beruhen auf dem Prinzip des Unbeachtet-, Verborgenbleibens, der „schützenden Ähnlichkeit" mit unbeachteten Gestalten der Umwelt des zu Täuschungen. Sie sind — dies blieb bisher unbeachtet — Mimese und keine Mimikry. —

Die Uneinigkeit der Forscher in der prinzipiellen Bewertung von Ähnlichkeitstatsachen erhellt aus folgendem.

„In China gleicht die Randwanze *Riptortus linearis* im Larvenzustande zuerst erheblich einer dortigen kleinen, gelben Ameise, als Nymphe einer größeren Art, die schwarz und weiß gefärbt und sehr gemein ist[40]). Da aber die auf Leguminosen lebende Wanze keinerlei Gemeinschaft mit diesen Ameisen unterhält, so kann man nicht von Mimikry sprechen."

So Jacobi. Meines Erachtens mit Unrecht. Für die Wirksamkeit einer metöken Mimikry kann es doch wohl nicht Bedingung sein, daß sich der „Nachahmer" stets mitten unter den Modellen aufhalte. Die Feinde haben die Warngestalt ja gelernt, ihrem Gedächtnis fest eingeprägt, und man dürfe wohl eher in Übereinstimmung mit einer oben angeführten Äußerung Dahl's der Meinung sein, daß die Täuschung gerade dann leichter gelingen müsse, wenn Ameisen nicht zum Vergleich zur Stelle seien. Denn ein unmittelbares Nebeneinanderstellen könnte immerhin Verschiedenheiten im einzelnen hervortreten lassen.

Hinsichtlich aller Gruppen von Myrmekoiden aber stimmen die Forscher darin überein, daß „durchaus nicht immer ein genaues Übereinstimmen in Form und Farbe nötig ist, sondern daß dasselbe Ziel, bei sich sehr schnell bewegenden Tieren, durch ein genaues Kopieren der Bewegungen ihres Modells in Verbindung mit einer ungefähren Übereinstimmung der Grundfarben vollkommen erreicht werden kann" (Breddin)[41]).

39) Proc. Zool. Soc. Lond. 1902, p. 266,
40) Kershaw und Kirkaldy, Trans. Ent. Soc. 1908, S. 59—62,
41) Von Jacobi zustimmend zitiert (S. 105).

(Ich kann nicht umhin, auf den hierin liegenden logischen Widerspruch hinzuweisen. Wenn Ähnlichkeit der Bewegung und der ungefähren Färbung zur Täuschung vollauf genügt, wozu sollten dann weitgehende Betrachtungen über eine größere oder geringere — jedenfalls aber überflüssige — Ähnlichkeit der Form und der Färbungseinzelheiten dienlich sein? Daß irgendeine schmalgebaute und ziemlich langbeinige Wanze irgendeiner ähnlich schmalgebauten und langbeinigen Ameise in der Bewegungsart mehr oder minder ähnlich sein wird, ist eher eine in der ähnlichen Bauart begründete Selbstverständlichkeit als eine bemerkenswerte Verwunderlichkeit. Im übrigen sind auch Wanzen, die nicht im mindesten an Ameisen erinnern, diesen in der Bewegungsart äußerst ähnlich. So läuft *Pyrrhocoris apterus*, die bekannte Feuerwanze, in beunruhigtem Zustande, besonders als Larve, genau so hastig wie eine Ameise. Die ungefähre Ameisenfärbung aber — gelbbräunlich, rötlich, schwärzlich u. s. w. — ist identisch mit einer sehr gewöhnlichen Wanzenfärbung. Die ganze Lage der Tatsachen entbehrt des Problemhaften. Unter Hunderttausenden von Landarthropoden erinnert eben eine kleine Anzahl zufällig mehr oder minder an die Ameisengestalt. Die Verwandten dieser „Mimetiker" tragen in der Regel noch die charakteristischen Züge letzterer, sehen aber schon nicht mehr Ameisen ähnlich.)

Aus der Wichtigkeit der ameisenähnlichen Bewegung heraus hat denn auch Jacobi mit Recht die Ameisenähnlichkeit der Membraciden als eine biologisch wertlose Erscheinung, als eine „Pseudomimikry", gekennzeichnet. Das Benehmen der Buckelzirpen läßt keinen Vergleich, keine Verwechslung mit Ameisen zu; sie sitzen wie alle Zikaden zumeist still und retten sich bei Gefahr durch einen Sprung.

Die Wertlosigkeit einer großen, durch das Benehmen aber nicht unterstützten Ameisenähnlichkeit hebt auch Vosseler[42]) hervor. „Wiederholt begegnete ich auch Spinnen aus anderen Familien mit großer Ameisenähnlichkeit . . . Keine trug aber das Gepräge wirklicher Mimikry . . ., im Wesen und in ihren Bewegungen verrieten sie ihre wahre Natur sehr schnell."

(Die Tatsache des Bestehens einer „Pseudomimikry", einer großen, aber dennoch wertlosen täuschenden Ähnlichkeit muß uns vorsichtig machen. Wenn für diese kein Nutzen da ist, wenn diese nicht durch Auslese des Bestausgestatteten entstanden ist, was berechtigt uns, von den anderen Ähnlichkeiten anzunehmen, sie seien allein aus dem Nutzen durch Auslese entstanden? Wenn dort „Zufall" waltet, sollte er hier undenkbar sein?)

Was die Feinde anbelangt, denen gegenüber die Ameisenähnlichkeit von existenzerhaltender Bedeutung sein soll, so bedürfen die einzelnen Gruppen der Mimetiker einer gesonderten Betrachtung.

42) Die Gattung Myrmecophana. S. 193.

Spinnen werden in reichstem Maße von wohl allen insektenfressenden Vögeln — in den Tropen besonders gern von Kolibris — verfolgt. Dennoch vermeint schon Peckham die Hauptfeinde der Spinnen nicht in den Vögeln, sondern in den spinneneintragenden Weg- und Grabwespen *(Pompilus, Priocnemis, Agenia, Pelopoeus, Trypoxylon* u. s. w.) suchen zu müssen. Pocock und Jacobi schließen sich dieser Auffassung an. Weder den Schlupfwespen noch den spinnenfressenden Wirbeltieren soll so viel Beteiligung „an dieser Naturauslese" zukommen wie den Raubwespen.

Auch gegen Springspinnen selbst, die nach Peckham nie Ameisen nehmen sollen, soll der Schutz wirksam sein. Mit der Annahme, die Spinnen verschmähten Ameisen, stehen allerdings die Beobachtungen anderer Forscher (siehe oben Shelford und Dahl, weiters auch Jacobi[43]) in Widerspruch.

Was die Art des Nutzens der Ameisenähnlichkeit bei den Wanzen anbelangt, so vermutet Haase sie im Schutz vor Mordwespen, welche sich von Wanzen nähren, z. B. *Tachytes*. Dafür soll eine Beobachtung von Belt sprechen, daß *Spiniger luteicornis*, mit schwärzlichen Flügeln und gelben kurzen Antennen, „mit beiden genau wie eine Wespe *(Priocnemis)* vibriert."

Neuere Vertreter der Mimikryhypothesen sind über die Frage des Nutzens der Ameisenähnlichkeit der Insekten nicht einig. R. J. Pocock, der auf Grund von Experimenten zur Einsicht gelangte, daß Säugetiere und Vögel Ameisen in beliebiger Zahl gerne fressen[44]), schiebt die wirksame Auslese Pompiliden zu. Andere Forscher hingegen, von der kritischen Einsicht ausgehend, daß die Annahme, eine Raubwespe mit ihren ganz anders gearteten Sinnesorganen würde eine Ameisenähnlichkeit ähnlich sehen und beurteilen wie ein Mensch, doch als eine etwas allzumenschliche Betrachtungsweise kaum Anspruch auf exakt wissenschaftliche Berücksichtigung erheben dürfe[45]), nehmen an, daß die Myrmekoidie, wie jede mimetische Nachäffung, wesentlich vor „Augentieren" als Feinden schützen soll und daß als solche hauptsächlich Landwirbeltiere in Betracht kommen. Ihnen stehen eben keine Erfahrungen im Wege, wie sie Pocock gemacht hat. Hierdurch wäre der Schwerpunkt der Myrmekoidiefrage, soweit es sich um Insekten als Mimetiker handelt, wieder auf Amphibien, Reptilien, Säugetiere und Vögel verlegt.

43) l. c. p. 111.

44) Proc. Zool. Soc. Lond., 1911, p. 849.

45) G. Entz sen. (Die Farben der Tiere und die Mimikry. Math. u. naturw. Berichte aus Ungarn. XXV, 1908, S. 58) weist mit Recht darauf hin, daß alle Kleintiere die Ameisen und ihre Nachahmer aus großer Nähe sehen und dann ebenso sicher unterscheiden, wie wir in einem Saal unter hundert Europäern einen Japaner in tadelloser europäischer Kleidung sofort erkennen. Tiere mit ungenügendem Gesichtssinn aber besitzen stets einen feinen Witterungssinn.

Hier gibt Jacobi — und seine Meinung kann als Ausdruck der zumeist angenommenen Anschauungen gelten — zu, daß es eine ganze Reihe von Tierarten gibt, die Ameisen in ungeheuren Mengen vertilgen (unter den Säugetieren die Zahnarmen, wie die Ameisenbären, Gürteltiere, Schuppentiere, Ameisenbeutler, Schnabeligel, unter den Vögeln die Ameisendrosseln und Glanzdrosseln, die Spechte u. s. w. u. s. w.), es scheint ihm indes, daß „hiebei augenscheinlich die geflügelten, das will heißen wehrlosen, Stufen vorwiegen, während die den eigentlichen großen Verkehr auf der Erde, an Stämmen und im Blattwerk stellenden Arbeiter in den Hintergrund zu treten scheinen."

Jacobi schließt: „Außerhalb der Bauten dürften namentlich die geflügelten Geschlechtstiere von Vögeln weggeschnappt werden. Was aber die unausgesetzt in Heeressäulen hin- und herziehenden Arbeiter anbelangt, so scheinen räuberische Gliederfüßer sie durchaus zu meiden und Vögel im Durchschnitt wenig darauf zu geben. Diese Stufe ist es aber gerade, die von einigen Spinnen und Insekten nachgeäfft wird, so daß die Annahme einer wirklichen Schutzanpassung bis auf weiteres Berechtigung hat."

Jacobi ist bis zu einem gewissen Punkte kritischer Vertreter der Mimikryhypothese. Seine mit etlichen vorsichtigen „scheinen" und einem „bis auf weiteres" verbrämte Fassung ist gemäßigt im Vergleiche zu der Sicherheit, mit welcher von manchen Biologen die Immunität der Ameisen gleich einer erwiesenen Tatsache verkündet wird.

Hier ist der Angelpunkt des Myrmekoidieproblems, hier hat Tatsachenforschung endgültig klärend und Sicherheit schaffend einzugreifen. Das soll Gegenstand des folgenden Abschnittes sein.

III. Die Nahrung der Arthropodenfeinde.

Die Arthropodenfeinde, soweit sie für das Mimikryproblem in Betracht kommen, umfassen Angehörige folgender Tiergruppen:

Halbparasitische Arthropoden (Raubwespen, Schlupfwespen, Schmarotzerfliegen u. s. w.);
Räuberische Arthropoden (Spinnen, Raubfliegen, Libellen u. s. w.);
Amphibien;
Reptilien;
Vögel;
Säugetiere.

Was die halbparasitischen Arthropoden, die Sphegiden, Pompiliden, solitären Vespiden, die Ichneumoniden, Braconiden, Chalcididen, Tachiniden u. s. w. u. s. w. anbelangt, so findet die Annahme, sie würden durch eine beiläufige, äußerliche, nur auf eine relativ beträchtliche Entfernung und nur bei ungenauem Hinsehen für den Menschen gültige Ameisenähnlichkeit effektiv getäuscht, ihre

Widerlegung in sinnesphysiologischen Tatsachen. Wer je die für menschliche Sinnesorgane ganz unverständlichen Leistungen des Witterungssinnes dieser Insekten zur Kenntnis genommen hat, ihre geradezu unglaubliche Geschicklichkeit im Auffinden und Erkennen ihrer speziellen Nahrung, für den hat die Verbindung dieser Tiere mit einer naiven Sehmimikry etwas völlig Undenkbares.

O. M. Reuter[46]) sagt von ihnen: „... Allen gemeinsam ist die Fähigkeit, die Beute zu wittern, auf der das Ei angebracht werden soll ..." — „Man kann sich überhaupt keinen so verborgenen Ort denken, der nicht von der unendlich feinen Witterung der Schmarotzerwespe entdeckt würde; selbst nicht im Holzinnern der Bäume oder in der Tiefe der Erde lebende Larven entgehen derselben; und in solchen Fällen sind die Wespen mitunter mit Eilegeröhren von ungeheurer Länge ausgerüstet."

„Die *Scolia*-Arten ... suchen ihre Beute in Verstecken auf. Um sie zu erreichen, sind sie oft genötigt, sich einige Zentimeter tief in die Erde zu graben. Hier, tief im Innern der Erde, gerade unter dem Punkte, wo sie das Graben beginnt, findet z. B. *Scolia bifasciata* die Larve eines Blatthornkäfers der Gattung *Cetonia*, von deren Anwesenheit hier unten sie durch die äußerst empfindlichen Sinnesapparate unterrichtet wird, die ihren Sitz in den Antennen haben. Man sieht sie nämlich hin- und herwandern, die Erde mit diesen berührend, bis sie plötzlich stehen bleibt und zu graben beginnt ..."[47]) — „Nicht selten geschieht es aber, daß eine andere Wespe, eine Art der Gattung *Mutilla*, etwas später hier vorüberkommt, durch die dicke Erdschicht hindurch den Geruch der *Scolia*-Larve empfindet, sich hinuntergräbt und jetzt ihr Ei auf diese legt[48])." — „... Die in faulem Holz minierenden Larven des Hirschkäfers, *Lucanus cervus*, fallen einer *Scolia* ... zum Opfer."

Und R. Demoll[49]) schreibt: „Zu Spezialisten sind auch jene Schlupfwespen zu zählen, die uns durch die Fähigkeit in Staunen setzen, durch dickes Holz hindurch die Anwesenheit einer Holzwespenlarve zu riechen. Die Fühler dieser Tiere sind über und über mit eigentümlichen Sinnesorganen bedeckt ..." „Hat die Schlupfwespe sich auf einen Baumstumpf niedergelassen, so wird die Fläche intensiv mit den ständig zitternden Antennen abgetastet. Ist eine Beute im Innern des Stammes festgestellt, so wird die Scheide des Legebohrers genau an die betreffende Stelle gebracht ... und der Legebohrer eingesetzt[50]). Das ständig zitternde Hin- und Herwischen der An-

46) Lebensgewohnheiten u. s. w. S. 41, 42.

47) Ebenda S. 239.

48) Die Mutilliden spüren hauptsächlich die Nester anderer Akuleaten auf und bringen dort ihre Eier unter.

49) Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917, Verl. Friedr. Vieweg & Sohn. S. 32.

50) F. Doflein (Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben, II, S. 286) gibt eine Abbildung dieser Szene, die R. Heymons (Brehm's Tierleben, II, S. 538) reproduziert.

tennen läßt nicht daran denken, daß die Tiere ihre Beute hören ..." — „... und ich gestehe, daß ich dadurch immer wieder veranlaßt wurde, mir die Frage vorzulegen, ob dieser Umstand ... vielleicht doch seine Erklärung darin finden wird, daß es sich hier um ein unserem Sinnesleben vollkommen fremdes Element handelt."

Und ein solches Tier sollte durch plumpe, oberflächliche Myrmekoidie, die kaum einen flüchtig hinblickenden Menschen irreführt, nur ein einzigesmal getäuscht werden?!

Noch eine andere Tatsache zerstört die Mimikryannahme. Die Raubwespen sind Spezialisten. Ich zitiere wieder Reuter.

„... Es ist für die Raubwespen und die solitären Faltenwespen charakteristisch, daß bis auf wenige Ausnahmen jede Art ihren Raub in einer gewissen Ordnung, oft in einer gewissen Familie, mitunter nur in einer einzigen Gattung, ja manchmal einer einzigen Art wählt ... So greifen die *Scolia*- und *Tiphia*-Arten nur die Larven der Blatthornkäfer *(Lamellicornes)* an, alle zur Familie *Pompilidae* gehörenden Arten fangen nur Spinnen, die *Ammophila*-Arten nur Schmetterlingslarven, die meisten *Cerceris* entwickelte Käfer (Pracht- oder Rüsselkäfer), nur einige Arten sammeln Immen, *Sphex* und ihre Verwandten Geradflügler, *Bembex* und *Oxybelus* Fliegen, *Pomphredon* und die meisten *Psen*-Arten Blattläuse u. s. w.

Der Instinkt, der hiebei die Raubwespen leitet, grenzt in manchen Fällen an das Wunderbare. So z. B. fängt *Cerceris bupresticida* nur Käfer aus der Familie der Prachtkäfer *(Buprestidae)*, aber nicht bloß eine, sondern mehrere Arten derselben, die doch in Farbe, Größe und äußerer Gestalt so sehr voneinander abweichen, daß nur ein Entomologe versteht, daß sie wirklich miteinander verwandt sind." [51])

Erkennende Fähigkeiten solcher Art schließen die Möglichkeit eines Getäuschtwerdens durch Mimikry bedingungslos aus.

Doch noch von anderer Seite aus wird die Mimikryannahme durch Tatsachen zerstört.

Die Hypothese nimmt an, die Ameisen seien ihrer Wehrhaftigkeit halber von Raub- und Schlupfwespen gemieden. So sagt Jacobi [52]): „Jene Wespen (es ist die Rede von Pompiliden, Sphegiden und solitären Vespiden) meiden Ameisen fast durchweg, ja sie fürchten sich vor ihnen."

51) Der angeführte Fall bildet ein Analogon zu Erfahrungen, die ich mit phytophagen Käfern aus der Chrysomelidengruppe der Halticinen gemacht habe. Auch sie sind Spezialisten und verfügen über einen eigenartigen Sinn, der sie ihre Nahrungspflanzen erkennen läßt, auch wenn dieselben habituell einander völlig unähnlich sind. So leben die Arten der Käfergattung *Epithrix* ausschließlich auf Solanaceen; *Epithrix atropae* lebt auf *Atropa belladonna*, *Hyoscyamus niger* und *Lycium halimifolium* (*barbarum* auct.), drei einander unähnlichen Solanaceen, die der Käfer mit dem Gesichtssinn auf Grund ihrer Gestalt nie und nimmer als nächste Verwandte erkennen würde.

52) l. c. p. 101.

Jacobi bringt keine Tatsachenbelege für diese Meinung. Daß die wilden, kampflustigen, starken Raubwespen die zumeist kleineren, ihnen gegenüber viel wehrloseren Ameisen fürchten sollten, ist um so weniger wahrscheinlich, als sich diese selben Raubwespen furchtlos an weit größere akuleate Hymenopteren wagen. Die Arten der Gattung *Philanthus*, z. B. *apivorus*, tragen als Spezialisten Honigbienen und Sandbienen ein, die ihnen zuweilen an Größe überlegen sind. Auch unter den *Cerceris*-Arten finden sich spezialisierte Bienenjäger. Alfken fand in dem Wall, der die Nester von *Cerceris rubiensis* umgibt, ganze Niederlagen stichgelähmter Bienen[53]). Wenn sich die Raubwespen tatsächlich um Ameisen nicht kümmern würden — ich werde weiter unten das Gegenteil nachweisen und eine auf Ameisen spezialisierte Raubwespe vorführen — dann wäre diese Tatsache unschwer verständlich schon dadurch, daß an den Ameisen wenig Lockendes ist — es sind magere Bissen — und daß jede Raubwespe eben ihr Spezialgebiet bereits besitzt. Es gibt eine sehr große Zahl von Insekten, die gar nichts Wehrhaftes an sich haben und die dennoch nicht in den Spezialnahrungskreis einer Raubwespenart fallen. Die Meinung, daß die kühnen Räuber aus den Gruppen der Pompiliden, Sphegiden, Vespiden u. s. w. sich vor den Ameisen „fürchten", entbehrt jeder Tatsachengrundlage. Daß die meisten von ihnen Ameisen nicht beachten, liegt in ihrer engen Geschmacksspezialisation, die sie nur eine ganz bestimmte, zuweilen sehr wehrhafte Beute suchen, finden und überwältigen, alles übrige, und läge es noch so lockend wehrlos vor ihnen, aber völlig unbeachtet lassen heißt.

Die Mimikryhypothese hat hier bedauerlicherweise ihre Sätze unter völliger Nichtbeachtung der Sinnesphysiologie der Räuber und der Tatsache der strengen Geschmacksspezialisation derselben aufgestellt. Und dieser Fehler in den tiefsten Grundlagen rächt sich.

Es ist nun ein eigenartiger, seltsamer Zufall, daß es gelingt, in der so beschränkten Zahl der bekannten Geschmacksspezialisationen an einer positiven Tatsache nachzuweisen, daß „Ameisennachahmung" vor Raubwespen effektiv nicht schützt. Breddin und mit ihm Jacobi[54]) haben den „Geniestreich" bewundert, mit dem die Natur der Larve der Raubwanze *Nabis lativentris* Ameisenähnlichkeit verlieh. Nun, dieser Geniestreich der Natur ist — zumindest den Raubwespen gegenüber — leider fehlgegangen: Eben diese Larve von *Nabis lativentris* wird als Spezialnahrung der Raubwespengattung *Dinetus* angegeben[55]). Dies ist sogar die einzige Wanze, die ich — bei einem allerdings nur flüchtigen Einblick in die Literatur — als Raubwespenbeute mit dem Artnamen angeführt fand. Das ist Zufall.

53) Reuter, Lebensgewohnheiten u. s. w. S. 310.

54) l. c. p. 104.

55) O. Schmiedeknecht, Die Hymenopteren Mitteleuropas. Jena 1907, S. 212.

Aber gerade dieser seltsame Zufall sollte uns lehren, daß es eben seltsame Zufälle gibt. Die leichte Ähnlichkeit einiger Arthropoden mit Ameisen, um derentwillen sich die heutige Biologie abquält, ist weit minder verwunderlich als dieser Zufall, den niemand anders als mit seinem wahren Namen Zufall nennen wird. —

Daß es aber endlich auch Raubwespen gibt, die spezielle Ameisenjäger sind, erweist der Einblick in die Literatur. Ich zitiere Reuter[56]):

„*Fertonius*, eine kleine Crabronine, welche in Algier ihre Nester mit gegen 40 Stück einer dort gemeinen Ameise, *Tapinoma erraticum*, versieht, befestigt das Ei auf der Brust hinter dem ersten Beinpaare. Der lähmende Stich ist so appliziert, daß die vier hinteren Beine und der Hinterkörper völlig gelähmt sind, während die Antennen und die kräftigen Kiefer beweglich bleiben. Aber das Ei liegt, wie gesagt, außer ihrem Bereich, und wenn die junge Larve ausgekrochen und gewachsen ist, hat sich die Lähmung... auch auf diese Körperteile erstreckt."

Und der Ameisenkenner E. Wasmann[57]) schreibt:

„Unter den Grabwespen finden sich manche Ameisenfeinde, die ihre Brut mit Ameisen versorgen. Nach Ferton macht *Crossocerus (Fertonius) luteicollis*[58]) Jagd auf *Tapinoma erraticum* in Algier, und nach Emery raubt *Crabro (Brachymerus) curvitarsis* in Italien die Arbeiterinnen von *Liometopum microcephalum*[59]). Schon Degeer berichtet über den Raub von *Myrmica rubra* durch Wespen. Einen rätselhaften Kampf zwischen *Ampulex compressus* und *Sima rufonigra* berichtet Rothney. Zur Erklärung desselben dürfte eine ähnliche Beobachtung von Belt dienen[60])."

Hiermit ist die Annahme, die Raubwespen „fürchteten" Ameisen und könnten das Instrument der selektiven Entwicklung einer Ameisenmimikry sein, tatsachengemäß ihrer letzten Stütze beraubt.

Als Ameisenfeinde kommen weiters Ameisen selbst in Betracht. Diese Feindschaft wird von den Forschern für außerordentlich bedeutsam erklärt; jedes Tier mit fremdem Nestgeruch soll angefallen

---

56) l. c. p. 306.

57) Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin 1894, S. 166.

58) = *Crabro (Tracheliodes) quinquenotatus* (vergl. auch F. F. Kohl, Die Crabronen der paläarktischen Region. Ann. Nat. Hist. Hofmus. Wien, XXIX, S. 322 ff., 1915).

59) Daß es sich hier keineswegs um friedfertige Ameisen handelt, geht aus der Tatsache hervor, daß sowohl *Tapinoma* als auch *Liometopum* fleischfressende, sich schnell bewegende und durch Ausspritzen ihres übelriechenden Drüsensekrets verteidigende Ameisen sind. H. Stitz nennt *Liometopum* „sehr kriegerisch und angriffslustig" (Chr. Schroeder, Die Insekten Mitteleuropas. Bd. II. Die Ameisen. S. 79).

60) Literaturzitate bei Wasmann.

und getötet werden. Zahlreiche Arten unternehmen regelmäßig Raubzüge und Überfälle auf fremde Nester. Da die überfallenen Ameisen doch sicherlich auch „ameisenähnlich" sind, dürfte man wohl nicht behaupten können, eine ungefähre Nachahmung der äußeren Ameisengestalt sei feindlichen Ameisen gegenüber irgendwie von Wert. Im übrigen sind die Ameisen ja in höchstem Maße Tiere mit Geruchsorientierung.

Von den Schlupfwespen erwähnen E. Wasmann[61]) und H. Stitz[62]) Arten aus den Gruppen der Braconiden, Chalcididen und Proctotrupiden, die ihre Eier an Ameisen oder deren Larven ablegen; ebenso treten gewisse Dipteren (Phoriden) als Schmarotzer von Ameisen auf. Die Braconide *Elasmosoma berolinense* legt nach Pierre ihre Eier in die Ameisen selbst[63]); *Pachylomma cremieri* legt ihre Eier in Larven von *Lasius niger* während des Transportes derselben[64]).

Nach F. Ruschka[65]) sind sichere Ameisenparasiten unter den Schlupfwespen speziell die Eucharinen (Chalcididen), von denen *Eucharis alscendens* aus den Kokons von *Aphaenogaster barbara* und *Stilbula cynipiformis* aus denen von *Camponotus marginatus* zweifellos nachgewiesen sind[66]). Ferner *Chalcura Bedelii* aus *Myrmecocystus viaticus*[67]). Aus Indien ist *Eucharis myrmiciae* aus *Myrmecia forficata*[68]) gemeldet, aus Nordamerika *Orasema viridis* aus der Ameise *Pheidole instabilis*[69]). Die Eucharinen dürften durchwegs Ameisenparasiten sein. Eine Reihe weiterer parasitischer Hymenopteren wurde mit Ameisen vergesellschaftet gefunden; der Nachweis indes, daß sie bei diesen Ameisen parasitieren, fehlt.

Etwas anders als bei den halbschmarotzenden Raub- und Schlupfwespen, die für ihre Nachkommenschaft jagen, liegen die Dinge bei den eigentlichen Raubarthropoden, die ihre Beute auf der Stelle selbst verzehren. Während wir dort einen für uns unfaßbar feinen Witterungssinn feststellten, finden wir hier, wenigstens soweit es sich nicht um Erdräuber und Fallensteller, sondern um fliegende Räuber handelt, vielfach auch eine Jagd nach dem Gesichtssinn.

Die Spinnen sollen mit Hilfe ihrer mäßig gut entwickelten Augen, wobei vielen ihr Tastsinn, bezw. Erschütterungssinn, wesentliche

61) l. c. p. 167.

62) Die Beziehungen der Ameisen zum Menschen und ihre wirtschaftliche Bedeutung. Zeitschr. f. angewandte Entomologie. IV, 1918, S. 110.

63) Wasmann, l. c. p. 167.

64) Stitz, Insekten Mitteleuropas. II, S. 46.

65) Laut freundlicher brieflicher Mitteilung.

66) J. Fahringer und F. Tölg, Verhandl. naturf. Ver. Brünn. Bd. 50, S. 249—250, 1912.

67) Cameron, Mem. & Proc. Manchester Soc., IV, p. 188, 1891.

68) A. Forel, Ann. Soc. Ent. Belg. XX, C. R., p. VIII—X, 1890 — und Cameron, l. c. p. 187.

69) Wheeler, Bull. Am. Mus. Nat. Hist., XXIII, p. 1—93, 1907.

Dienste leistet, jagen. Auch sie sind vielfach stark spezialisiert, auch unter ihnen finden sich Ameisenfresser[69a]) und die ameisenverschmähenden Arten sind durch anderweitige Spezialisation gebunden.

Für die fallenstellende Larve von *Myrmeleon*, den „Ameisenlöwen", genüge der einfache Hinweis auf jedermann Bekanntes. Nach F. Brauer kommen, wohl mit denselben räuberischen Absichten, die Larven von *Panorpa* und *Bittacus* in der Nähe von Ameisennestern vor.

Was die räuberischen Insektenimagines anbelangt, so hat E. B. Poulton, bekannt durch seine warme, weitgehende Verteidigung der Mimikryhypothese, eine außerordentlich verdienstvolle, mühsame Zusammenstellung der bis nun vorliegenden exakten Daten über die Beute der räuberischen Diptera, Neuroptera, Hemiptera, Orthoptera und Coleoptera gegeben[70]).

Diese Untersuchungen zeitigten das eigenartige Ergebnis, daß diejenigen Eigenschaften, die im Sinne der Mimikryhypothese als schützend galten, den Raubinsekten gegenüber sich nicht nur als nicht wirksam erwiesen, sondern daß vielmehr gerade die als am geschütztesten geltenden Formen in besonders hohem Ausmaße den sechsbeinigen Räubern zur Beute fielen. Speziell die stechenden Hautflügler stellen ein Hauptkontingent zur Nahrung der Asiliden, Odonaten, Reduviiden u. s. w. So fanden sich beispielsweise unter 225 Exemplaren Asilidenbeute 67 Hymenopteren, darunter 53 Akuleate, hierunter 9 Ameisen. (Für das hier behandelte Problem sind letztere allerdings kaum von Bedeutung, da die Asiliden fast nur fliegende Beute jagen und es sich daher um geflügelte Stücke der Ameisen handelt. Die große Zahl der Akuleaten — Bienen, Wespen und Grabwespen — erweist indes die allgemeine Wertlosigkeit der Wespenwaffen gegenüber diesen Raubinsekten.) Unter den in geringer Zahl angeführten Beutestücken von Libellen finden sich Arten der wehrhaften Gattung *Vespa;* in Raubwanzenbeute sind *Halictus*-Arten vertreten.

Die typischen Raubinsekten scheuen somit bestachelte Hautflügler nicht und eine Ameisenähnlichkeit wird ihnen gegenüber zuverlässig die schützende Wirkung versagen.

Daß sich Ameisenarbeiter nicht in der nachgewiesenen Beute vertreten finden, hat seinen Grund in der Jagdweise der Mehrzahl dieser Räuber, die sich zumeist nur auf Fliegendes stürzen, und in

69a) „Arten von *Enyo (Zodarium), Phrurolithus, Leptorchestes* und *Hahnia,* die zum Teil ameisenähnlich sind, lauern den Ameisen am Eingang ihrer Nester auf. *Theridium*-Arten überfallen einzelne Ameisen von einem Grashalm oder Pflanzenstengel aus und umspinnen sie, um dann die Beute an einem Faden zu sich emporzuziehen.". H. Stitz, l. c. p. 45, Taf. II, Fig. 36 u. 37.

70) Predaceous Insects and their Prey. Part. I. Trans. Ent. Soc. Lond. 1906, p. 323—409.

der wenig verlockenden Kleinheit der Ameisenarbeiter. Irgendein Grund zur Annahme eines Geschütztseins der Ameisen ist nicht gegeben, da größere Akuleaten rücksichtslos angegriffen werden.

Hiemit erledigen sich die Arthropoden als Feinde von Arthropoden. Sie scheiden aus der Konkurrenz für die auslesende Herausbildung der hier in Besprechung stehenden metöken Myrmekoidie endgültig aus und zwar aus folgenden Gründen:

1. Ihre eigenartigen, feinen Sinnesorgane lassen eine Täuschung durch eine plump-primitive, oberflächliche Gestaltähnlichkeit als ausgeschlossen erscheinen.

2. Sie scheuen die Waffen der akuleaten Hymenopteren nicht. Es gibt unter ihnen nicht nur zahlreiche Arten, die die weit wehrhafteren[71]) Bienen, Wespen und Raubwespen anfallen, sondern auch typische Feinde von Ameisen.

*

Wir gelangen zu den Wirbeltieren. Die Amphibien und Reptilien gestatten eine kurz gefaßte Erledigung. Sie wurden meines Wissens von keinem Forscher als wesentliche Auslesefaktoren in der Frage der Myrmekoidie angesprochen.

Die häufigeren erdlebenden, einheimischen Amphibien — Kröten, Frösche, Unken — werfen ihre Zunge so ziemlich nach allem sich Bewegenden aus. Sie scheuen — wie mir eigene Versuche mit der Wespe *Polistes gallicus* und der Biene *Apis mellifica* mit *Bufo vulgaris, Rana esculenta, temporaria, arvalis* und *Bombinator pachypus* (ebenso mit *Hyla arborea*) erwiesen — den Akuleatenstachel nicht. Brunet hat Kröten vor dem Bienenstande auf Bienenfang beobachtet[72]). Jacobi erwähnt Kröten, die vor Wespennestern lauerten und deren Bewohner wegfingen[73]). Sofern ihnen größeres Getier zur Verfügung steht, beachten diese Lurche Insekten von Ameisengröße in der Regel kaum. Daß es sich tatsächlich nur um ein Vernachlässigen handelt und die Ameisen nicht geschützt sind, sondern bei Bedarf in Mengen verzehrt werden, ergibt sich aus der Mitteilung von J. H. Fabre, der Kotwürstchen von Erdkröten „fast ausschließlich aus Hunderten von Ameisenköpfen" bestehend fand[74]).

Unter den exotischen Amphibien sind die Engystomiden als Ameisenfeinde bekannt.

Von Reptilien kommen in Mitteleuropa nur die Eidechsen in Betracht. Nach meinen Erfahrungen an gefangenen *Lacerta agilis* und

71) Es ist mir bekannt, daß der Stich einzelner großer, tropischer Ameisen, z. B. gewisser Ponerinen, *Myrmecia*-Arten u. a., an Schmerz- und Giftwirkung dem Stiche von Wespen nicht nachsteht. Doch sind dies Ausnahmen; im allgemeinen sind die Ameisen minder wehrhaft und mehr lästig als gefürchtet.

72) F. Knauer, Naturgeschichte der Lurche. Wien 1878, S. 287.

73) Jacobi, l. c. p. 81.

74) Souvenirs Entomologiques. (Deutsch in: Ein Blick ins Käferleben. Stuttgart, Kosmosverlag, S. 20.)

serpa verschmähen diese Arten nicht nur Ameisen, sondern auch Käfer, Wanzen u. s. w. von der in Betracht kommenden Größe, nehmen dagegen begierig Heuschrecken, Käferlarven, nackte Raupen u. s. w. an[75]). Gegebenenfalls gehen sie wehrhafte Hautflügler, sofern sie sie nicht gänzlich unbeachtet lassen, ohne Furcht und ungestraft an. Man hat Eidechsen, *Lacerta viridis* und *agilis*, auf der Lauer vor Bienenständen angetroffen[76]).

Ameisen bilden nach W. D. Hunter[77]) die gewöhnliche Nahrung der nordamerikanischen Krötenechse *Phrynosoma cornutum;* außerdem sind Zonuriden und Amphisbaenen Ameisenfresser. In Südeuropa jagen die Geckonen in Häusern nach Ameisen. Von den Schlangen sind die Typhlopiden Termitenjäger; J. Vosseler[78]) fand *Typhlops punctatus* im Bau ostafrikanischer Treiberameisen[79]). —

Die wissenschaftlich genaue und sichere Feststellung der Art der Nahrung insektenfressender Vögel kann auf dreierlei Wegen in Angriff genommen werden:

1. Durch Freilandbeobachtungen.
2. Durch Versuche mit gefangen gehaltenen Vögeln.
3. Durch Magen- und Kropfinhaltsuntersuchungen erlegter Vögel (gegebenenfalls auch durch Untersuchung von Gewöllen und Exkrementen).

Was die Freilandbeobachtungen anbetrifft so sind sie nach dem übereinstimmenden Urteile der Forscher außerordentlich schwierig und nicht in größerem Ausmaße durchführbar[80]). Der scheue Wildvogel gestattet dem Beobachter nicht, so nahe heranzukommen, um zu unterscheiden, welche Insektenarten der Vogel aufnimmt. Lediglich die Jagd eines Vogels nach weithin sichtbaren und kenntlichen Schmetterlingen, Libellen u. s. w. läßt eine erfolgreiche Beobachtung zu. Nur wenn sich der Vogel augenscheinlich mit einer größeren Ansammlung artgleicher Insekten, beispielsweise mit einer Ameisenkolonie oder einem Ameisenzuge beschäftigt, können Schlüsse auf seine Nahrung gezogen werden. Doch es bleiben, wie Jacobi im Bestreben, die Grundlagen der mimetischen Myrmekoidie aufrecht zu erhalten, hervorhebt, auch hier nur unsichere Schlüsse. Er weist[81])

75) Auch bei den Versuchen von J. Jenner Weir (Trans. Ent. Soc. Lond. 1869) blieben die Ameisenarbeiter von Eidechsen unbeachtet; dagegen wurden die ansehnlicheren, gleichfalls wehrhaften geflügelten Weibchen von den Bergeidechsen (*Zootoca vivipara*) gefressen. In Pocock's Versuchen verschmähten Mauereidechsen (*Lacerta muralis*) *Formica rufa.*

76) Levandovsky, Versuche und Beobachtungen auf meinem Bienenstande. (Russ.) St. Petersburg 1908.

77) Bullet. U. S. Dept. Agric., Entom., Nr. 148, 1912.

78) Die ostafrikanische Treiberameise. Pflanzer I, 1905.

79) Vergl. Stitz, l. c. 110.

80) Vergl. z. B. A. Seitz, Betrachtungen über die Schutzvorrichtungen der Tiere. Zoolog. Jahrb. (Spengel), III. Abt. f. Syst. 1887, S. 80.

81) l. c. p. 112—113.

darauf hin, daß die Ameisendrosseln (Formicariiden) als Ameisenfresser gelten, daß aber über ihre Lebensweise und Ernährung kaum Exaktes bekannt ist. Nach v. Kittlitz soll eine brasilianische Art, *Pyriglena leucoptera,* zwar den Wanderzügen von Ameisen eifrig folgen, im Magen geschossener Stücke sollen aber diese Insekten „fast völlig fehlen". „Es scheint also, daß die Ameisen mehr Leckerbissen als regelmäßige Nahrung für diese Vögel bilden[82])." Nun, schließlich wäre auch ein „Leckerbissen" nichts Gemiedenes oder Gefürchtetes.

B. Altum[83]) berichtet vom Schwarzspecht und Grünspecht, daß sie im Sommer, besonders aber im Winter bei hart gefrorenem Boden, die Hügel der Waldameisen zerhacken. Wasmann sah Buchfinken *(Fringilla coelebs)* beim Aufpicken von *Lasius niger.* Stitz[84]) erwähnt nach M. Lund[85]), daß den Zügen brasilianischer Wanderameisen *Dendrocolaptes, Tanagra, Drymophila, Lanius* u. a. folgen; den Zügen altweltlicher Treiberameisen folgen Timalien. „Arten der Gattungen *Alathe* und *Turdirostris* in Afrika nähren sich ebenfalls von Ameisen. In Rio Grande du Sul sah H. v. Jhering[86]), wie die Perlhühner *Atta (Acromyrmex) nigra* fraßen,... Hühner und auch Enten können im Garten beim Auflesen von Ameisen beobachtet werden... *Pogonomyrmex*-Arten in Texas verzehrt *Megaquiscalus major macrurus* (Hunter[87])). Eine Ammer *(Colaptes auratus)* wurde besonders bei der Vernichtung der argentinischen Ameise beobachtet... (W. Newell und T. C. Barber[88]))."

Von den Blattschneiderameisen *(Atta),* die samt einem von ihnen getragenen Blattstück durch eine Membracidenlarve nachgeahmt werden sollen (Sclater, Romanes, Poulton) — eine Ähnlichkeit, die Jacobi der fehlenden Übereinstimmung in den Bewegungen halber als „Pseudomimikry" stigmatisierte — sagt Entz nach H. W. Bates[89]), „daß diese stachellosen Ameisen beim Blättersammeln von den Insektenfressern arg dezimiert werden."

Daß freigehende Haushühner sich mit Eifer und Ausdauer der Ameisenjagd widmeten, habe ich selbst mehrfach zu beobachten Gelegenheit gehabt.

82) Jacobi entnimmt diese Angaben Brehm's Tierleben. Was ich dort über *Formicivora domicella* finde, scheint mir die Wendung, die Jacobi der Auffassung der Dinge zu geben sucht, keineswegs voll zu rechtfertigen. Frh. v. Kittlitz ist überzeugt, daß die „Feueraugen" den Ameisen „mit großer Gier und Behendigkeit nachstellten" und „daß ihre Begierde nach den Ameisen so groß war, daß selbst das Schießen sie nur augenblicklich verscheuchte".

83) Forstzoologie II. S. 90.

84) l. c. p. 111.

85) Lettre sur les habitudes de quelques fourmis du Brésil. Ann. Sci. Nat. 1831.

86) Berl. Ent. Zeitschr. Bd. 39, 1894.

87) Bull. U. S. Dept. Agric. Bur. Entom. Nr. 148, 1912.

88) Ibid. Nr. 122, 1913.

89) Der Naturforscher am Amazonenstrom. 1863, S. 17.

Durch Freilandbeobachtungen kann in unsere Kenntnis von dem Umfange des Ameisenfraßes der Vögel keine Sicherheit gebracht werden.

Gleiches gilt von den Versuchen mit eingezwingerten Vögeln. Die Forscher, die sich eingehender mit solchen Versuchen befaßt haben, betonen einstimmig die Unzulässigkeit, nach Versuchsergebnissen am Käfigvogel bindende Schlüsse für das gleiche Verhalten eines Wildvogels derselben Art im Freileben zu ziehen[90]). Zu derselben Überzeugung haben mich eigene Versuche geführt. Der frischgefangene Vogel ist in der Regel zu scheu, um für Versuche dieser Art verwendbar zu sein. Der im Käfig eingewöhnte Vogel hat seine Freilandgewohnheiten bereits abgetan. Er führt ein relativ träges Leben, er hat sich völlig an eine ihm ursprünglich mehr oder minder fremde, zuerst vielleicht nicht oder nur zögernd angenommene Nahrung gewöhnt. Er hat von Insekten außer Ameisenpuppen und Mehlwürmern nichts mehr zu Gesichte bekommen. Er hat sich einerseits vielleicht daran gewöhnt, aus der Hand seines Pflegers nur Leckerbissen, zumindest nur Genießbares zu erhalten und nimmt vertrauensvoll von ihm fast alles; er hat weiters vielleicht eine Sehnsucht nach Abwechslung, die ihn für alle Fälle zum Angriff drängt. Anderseits kann es aber auch sein, daß er die Formen der draußen lebenden Insekten vergessen hat und sich nunmehr vor den ihm seinerzeit vielleicht vertrauten, nun aber fremd gewordenen Gestalten scheut oder sogar fürchtet. Scheu- und Furchtäußerungen vor allem Unbekannten sind allen Vogelpflegern bekannt. Ich erinnere mich an einen Kanarienvogel meiner Jugendzeit, der über eine an seinen Käfig gesteckte rote Kirsche vorerst außer Rand und Band geriet, dann sich beruhigte, sie zögernd versuchte, sich dann über sie hermachte und sie schließlich gegen alle Versuche, sie ihm wegzunehmen, mit aufgesperrtem Schnabel eifrig verteidigte.

Seitz[91]) sah eingefangene Vögel im Käfig vor Fliegen und Insekten retirieren, von denen ihm bekannt war, daß sie im Freien anstandslos verzehrt worden wären. Obgleich er im Freien wiederholt sah, wie eine *Pyrrhula* Raupen verschlang, so geriet ein zahmes Männchen dieser Vogelart vor einer Schwärmerraupe in große Furcht. Derselbe Vogel, der gewöhnlich am Fenster saß und Fliegen fing, zeigte zuweilen vor einer kräftigen *vomitoria* das äußerste Entsetzen. Ein aufgezogenes Exemplar von *Upupa* benahm sich einigen Insektenlarven gegenüber so komisch reserviert, daß es im Freien zuverlässig verhungern hätte müssen, wenn es auch dort die Kerbtiere so behandelt hätte.

90) Vergl. Seitz, l. c. p. 81; weiters R. J. Pocock, On the Palatability of some British Insects, with Notes on the Significance of Mimetic Resemblances. Proc. Zool. Soc. Lond. 1911, p. 809—812.

91) l. c. p. 81.

In Handbüchern für Stubenvogelliebhaberei wird empfohlen, Wildfängen, welche Ameisenpuppen nicht annehmen, diese Puppen in das Trinkwasser zu werfen. Der Vogel wird gelegentlich des Trinkens durch die auf dem Wasser auf und ab tanzenden Puppen gereizt, versucht sie, lernt sie als Nahrung kennen.

Es ist die Tatsache des Scheuens vor der Ungewohnttracht (Ungewohntfärbung oder Ungewohntform), das hier klar und eindeutig in Erscheinung tritt[92]).

Dies alles objektiv vorausgesandt, darf ich ohne Schein von Parteilichkeit darlegen, daß die Ameisen von Käfigvögeln fast in allen Fällen gerne und in beliebiger Zahl verspeist werden, daß die Mimikryhypothese im Verhalten gefangener Vögel keine Stütze findet. Ich darf darauf hinweisen, daß das Hauptfutter für gefangen gehaltene Insektenfresser Ameisen im Puppenstadium sind. Jeder Vogelliebhaber kann sich überzeugen, daß die aus den Puppen ausgekrochenen reifen Ameisen gerade so von den Vögeln aufgepickt werden wie die Puppen. Ich habe dies selbst verschiedene Male bei *Sylvia atricapilla*. *Hypolaïs hypolaïs*, *Turdus* sp. u. a. beobachtet.

R. J. Pocock, der, von mimikryüberzeugter Seite kommend, Versuche mit einheimischen Insekten und ausländischen Insektenfressern unternahm[93]) — Versuche, die selektionshypothetisch wertlos sind, da sie mit Tierarten unternommen wurden, die nie in der gleichen natürlichen Lebensgemeinschaft (Biozönose) leben, deren eine die andere somit nie auslesen kann — stellte erstaunt fest, daß eine Reihe exotischer Vögel, denen er britische Ameisen *(Formica rufa)* vorlegte, diese „mit Begierde", so viel sie davon erhielten, verzehrten. Es waren: die afrikanische Eule *Glaucidium perlatum*, die asiatische Bodendrossel *Geocichla citrina*, der indische *Copsychus saularis*, die gleichfalls indischen *Cittocincla macrura* und *Sibia capistrata*, der nordamerikanische „Blauvogel" *Sialia sialis*, der indische *Liothrix luteus*, die australische *Collyriocincla harmonica*, der hinterindische *Oriolus maculatus*, die indische *Gracula intermedia*, die javanische *Graculipica melanoptera*, der südamerikanische *Icterus chrysocephalus*, und schließlich der europäische Große Buntspecht *Dendrocopus major*. Einen Vogel, der Ameisen nicht fraß, fand Pocock nicht[94]).

---

92) Vergl. meine Abhandlung: Zur Lösung des Trutzfärbungsproblems: Der Fall *Pyrrhocoris apterus* und das Prinzip der Ungewohntfärbung. Wien. Entom. Zeitg. 1919 (im Erscheinen).

93) Pocock, l. c. p. 849.

94) Angesichts dieser Tatsachen schreibt er: „Der unvermeidliche Schluß, daß diese Insekten schmackhaft seien, ist sehr überraschend im Hinblick auf die zahlreichen Fälle, in denen Ameisen verschiedener Arten in den Tropen von Orthopteren, Coleopteren und anderen Insekten ebensowohl als von Spinnen nachgeahmt werden. Indessen bestätigt er die von McCook vorgebrachte und von mir 1909 vertretene und erweiterte Meinung, . . . daß Ameisenmimikry hauptsächlich als Schutz gegen räuberische Hymenopteren der Familie der Pompiliden . . . dient."

Als letztes, exaktes Hilfsmittel der Forschung über die Nahrungsmittellehre der Vögel verbleibt nun noch die Untersuchung der Magen- und Kropfinhalte, bezw. der Gewölle und Exkremente der Vögel. Der Inhalt eines Vogelmagens allein spiegelt naturtreu wieder, was der Wildvogel im Freileben freiwillig zu sich genommen hat; die vergleichende Untersuchung von Mageninhaltsreihen allein wird ein richtiges Bild der Normalnahrung jeder Vogelart geben.

Doch auch hier warnt die Erfahrung vor voreiligen Schlüssen. Die Arten der Insekten sind hinsichtlich der Härte ihrer Chitinbedeckung außerordentlich verschieden; demgemäß wird auch der Widerstand, den sie der Verdauung im Vogelmagen entgegensetzen, ein sehr verschiedener sein. Wenn sich von den harten Chitindecken eines Käfers noch nach zwei oder drei Stunden Reste im Vogelmagen finden[95]), so wird eine Fliegenmade oder eine Stechmücke schon in viel weniger als einer Stunde restlos verschwunden sein. Der Mageninhalt wird also zumeist ein Bild geben, das nicht ohne weiteres als Ausdruck der wirklichen Zusammenstellung der Nahrung in ihren relativ-quantitativen Verhältnissen gelten darf. Bei gleicher Anzahl von aufgenommenen harten und weichen Insekten werden die zahlreichen Reste der harten eine mehrfache Überzahl der letzteren vortäuschen und eine Statistik fälschen. Auch eine Individuenzahlenstatistik der Insektenreste täuscht, insbesondere dort, wo es sich um die wirtschaftliche Beurteilung eines Vogels handelt, sobald die Größe der Insektenart nicht in Betracht gezogen wird. Bei Vorfinden der Reste von zwei *Melolontha vulgaris* und 50 *Lasius niger*, spielen die in Minderzahl vorhandenen Maikäfer eine weit bedeutsamere Rolle als die fünfzig Ameisen.

Für die Frage nach der Ameisenmimikry indes kommen die angeführten kritischen Bedenken nicht in Betracht. Für diese Frage handelt es sich lediglich um den Nachweis, daß Ameisen in reichlichem Ausmaße überhaupt von Vögeln verzehrt werden, daß die Ameisen vor Vögeln keinerlei Schutz genießen. Und dieser Nachweis ist mit einwandfreier Exaktheit leicht zu führen.

Für die Erforschung der Insekten-Nahrung der Vogelwelt des mittleren Europa nach Mageninhalten liegt eine mustergültige, umfangreiche Arbeit von E. Csiki vor[96]).

---

95) Ich weise auf die Untersuchungen G. Rörig's an Krähen hin (Untersuchungen über die Verdauung verschiedener Nahrungsstoffe im Krähenmagen. Ornithol. Monatsschr. 1903, S. 470—477. Auch in: Arb. Kais. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtsch., V, 1907).

96) Positive Daten über die Nahrung unserer Vögel. Aquila, Budapest 1904—1914. — Ergänzend hiezu: Neuere Daten über die Nahrung des Dorndrehers. l. c. 1911. — Die Insektennahrung des Rebhuhns. l. c. 1912.

Nach seinen genauen Listen, die das Material von 2523 Mageninhalten umfassen, welche von 60 Vogelarten stammen, fanden sich Ameisen in 51 Vogelarten, die ich nachfolgend anführe:

Erithacus rubecula,
Ruticilla phoenicurus,
Turdus musicus, iliacus, viscivorus, pilaris, merula, torquatus,
Phylloscopus trochilus, sibilator, acredula,
Hypolaïs hypolaïs,
Acrocephalus arundinaceus,
Sylvia atricapilla, curruca, sylvia,
Troglodytes troglodytes,
Regulus regulus,
Remiza pendulina,
Aegithalus caudatus,
Parus cristatus, coeruleus, palustris, ater, major,
Sitta caesia,
Certhia familiaris,
Nucifraga caryocatactes und subsp. *macrorhyncha,*
Garrulus glandarius,
Corvus cornix,
Lanius collurio, minor, excubitor,
Muscicapa atricapilla, collaris, grisola,
Hirundo rustica,
Upupa epops, Coracias garrula,
Picus viridis[97]), *canus*[98]),
Dendrocopus major, medius, minor,
Picoides tridactylus,
Dryocopus martius,
Jynx torquilla[99]),
Cuculus canorus,
Cerchneis vespertinus, tinnunculus,
Perdix perdix[100]).

Diese Vögel gehören den verschiedensten Familien an.

Die Ameisenarten umfassen Formiciden *(Camponotus ligniperda, pubescens, sylvaticus, lateralis, Formica sanguinea, rufa, pratensis, fusca* etc., *Lasius fuliginosus, niger, alienus, flavus)* und Myrmiciden *(Myrmica laevinodis, Tetramorium caespitum).* Sie sind zuweilen in großen Mengen in den Magen vertreten.

Dem etwaigen Einwand, es handle sich wohl vorwiegend um geflügelte, also „wehrlose" (?) Formen, begegne ich durch die

97) Mageninhalt je eines Vogels: *Formica pratensis* ca. 700; *Lasius niger* 400, 400, 500, 500, 600; *Myrmica laevinodis* 600 Stück u. s. w.
98) *Formica rufibarbis* ca. 150; *Lasius alienus* 250 Stück u. s. w.
99) *Lasius alienus* ca. 100, 100, 200, 300, 300 Stück u. s. w.
100) *Lasius niger* ca. 250, 250 Stück u. s. w.

Mitteilung, daß mir Herr Kustos E. Csiki (Budapest) über meine Anfrage hin die Versicherung gab, geflügelte Formen kämen nur ausnahmsweise in Betracht und die Hauptmasse bestünde aus flügellosen, wehrhaften Arbeitern.

Ergebnisse ähnlicher, wenn auch minder ausgeprägter Art liefern die Mageninhaltsuntersuchungen, die E. Rey und A. Reichert[101]), und weiters W. Baer[102]) hinsichtlich heimatlicher Vögel veröffentlichten. Auch die Arbeiten von G. Rörig[103]), K. Loos und anderen Forschern bestätigen den Ameisenfraß unserer Vögel.

W. Schuster stellte — wie er versichert, unter Zugrundelegung der Magenuntersuchungsergebnisse — eine „Wertschätzung unserer Vögel" zusammen[104]) und schreibt (S. 52): „Ameisen: Fast alle Kerbtierfresser, vor allem Haselhuhn, Birkhuhn, Auerhuhn, Wachtel, Rebhuhn, Segler, Schwalben, Buntspecht, Schwarzspecht, Grünspecht (lebt teilweise von Ameisen...), Grauspecht, Wiedehopf, Drosseln, Ufer- und Wasserläufer."

Die Gesamtheit dieser Angaben erweist: Ameisen werden wohl von fast allen insektenfressenden Vögeln der Heimat gerne und in großer Zahl verzehrt. Von einem wirksamen Geschütztsein auch in kleinem Umfange kann nicht die Rede sein; sie sind vielmehr ein Hauptbestandteil normaler Vogelnahrung.

Hinsichtlich der Avifauna Nordamerikas liegen uns genaue Untersuchungen über Mageninhalte hauptsächlich in den Arbeiten von F. E. L. Beal und W. L. McAtee, ausgeführt im U. S. Department of Agriculture und veröffentlicht in dessen Bulletins, vor.

Hauptfeinde der Ameisen sind auch hier die Spechte, die „woodpeckers" und „sapsuckers". Die Spechtuntersuchungen Beal's[105]) basieren auf 3453 Mageninhalten von 16 nearktischen Spechtarten. Beal stellt fest: „Ameisen bilden den größten Teil der animalischen

---

101) Mageninhalt einiger Vögel. Ornithol. Monatsschr. 1903—1910.

102) Untersuchungsergebnisse von Mageninhalten verschiedener Vogelarten. Ornithol. Monatsschr. 1903. — Untersuchungsergebnisse von Mageninhalten sächsischer Vögel. l. c., 1909. — Ornithol. Miszellen. l. c., 1910.

103) Magenuntersuchungen land- und forstwirtschaftl. wichtiger Vögel (mit Literaturverzeichnis). Arb. Kais. Biol. Anst. f. Forst- u. Landwirtschaft I, 1900. — Studien über die wirtschaftliche Bedeutung der insektenfressenden Vögel. Ebenda, IV, 1905. — Die wirtschaftliche Bedeutung der Vogelwelt als Grundlage des Vogelschutzes. Mitt. a. d. Kais. Biol. Anst. f. F.- u. L.-W., H. 9, 1910.

104) Gera-Untermhaus, 1906 (bezw. Kosmos-Verlag, Stuttgart).

105) Food of the Woodpeckers of the United States. U. S. D. Agr. Biol. Surv. Bull. Nr. 37, 1911, p. 10.

Nahrung — 28,41 % im Durchschnitt, alle 16 Spechtarten zusammengenommen[106]) — und die Hauptnahrung von 8 Arten."

Die Arten, nach der Höhe des prozentualen Anteils der Ameisen in den Mageninhalten gereiht, sind:

	% Ameisen
Sphyrapicus thyroideus	85,94
Dryobates borealis	56,75
Colaptes cafer	53,82
Colaptes auratus	49,75
Sphyrapicus ruber	42,49
Phloeotomus pileatus	39,91
Sphyrapicus varius	34,31
Dryobates pubescens	21,36
Dryobates villosus	17,10
Asyndesmus lewisi	11,87
Picoides americanus	8,29
Dryobates nuttalli	8,19
Melanerpes f. bairdi	8,09
Centurus carolinus	6,45
Picoides arcticus	6,35
Melanerpes erythrocephalus	5,17

Die Ameisen gehören vorwiegend den Gattungen *Camponotus* und *Cremastogaster* an; doch finden sich auch *Formica, Lasius, Myrmica, Aphaenogaster, Prenolepis, Pheidole, Solenopsis, Tetramorium, Messor*. In einem Mageninhalte von *Colaptes auratus* wurden rund 5000 Exemplare einer kleinen *Cremastogaster*-Art gefunden; in anderen je etwa 3000. Diese Anzahl entspricht also einer Mahlzeit dieser Vogelart.

Beal hat weiters Spezialuntersuchungen über die Nahrung einzelner anderer nordamerikanischer Vogelgruppen nach Reihen von Mageninhalten geliefert[107]). Von den drei Kuckucken teilt er mit, daß Ameisen „frequently eaten" seien. Judd nennt Ameisen als Nahrung der Würger. Von den Stärlingen *(Dolichonyx, Molothrus,*

106) Unter diesen 16 Spechtarten sind auch solche, bei denen der Anteil vegetabilischer Nahrung — zumeist Früchte und Kambium (!) — bis 77,41 % beträgt. — Diese Tatsachen werfen zugleiche in eigenartiges Licht auf die so viel erwähnte hohe Anpassung des Spechtschnabels und der Spechtzunge. Zweifellos wären die Spechte ohne diese Anpassungen — die ja tatsächlich den andern Vögeln fehlen — auch erhaltungsfähig. Da sie indes einmal eine lang vorstreckbare, klebrige Zunge besitzen, ist es für sie das Bequemste, sie zum Massenfang von Ameisen auszunutzen.

107) Some Common Birds in their Relation to Agriculture. Farmers Bull. Nr. 54, 1897. — (Mit S. D. Judd) Cuckoos and Shrikes in their Relation to Agriculture. Biol. Surv. Bull. Nr. 9, 1898. — Food of the Bobolink, Blackbirds and Grackles. Bull. Nr. 13, 1900. — Food of our more important Flycatchers. Bull. Nr. 44, 1912.

Xanthocephalus, Agelaius, Scolecophagus, Quiscalis) gibt Beal gleichfalls Ameisen und Wespen unter der Nahrung an. Ebenso sind Ameisen in der Nahrung der nordamerikanischen Fliegenfänger *(Muscivora, Tyrannus, Myiarchus, Sayornis, Nuttallornis, Myiochanes, Empidonax)* — obgleich diese Vögel vorwiegend Jäger fliegender Insekten sind — neben Wespen und Bienen verhältnismäßig reich vertreten. Desgleichen finden sich Ameisen im Mageninhalt der „Wiesenlerche", *Sturnella magna*, des „Katzenvogels", *Galeoscoptes carolinensis*, u. a. Vögel zahlreich.

In der sehr ausführlichen Arbeit von McAtee über die Dickschnäbler[108]) *(Cardinalis, Pyrrhuloxia, Zamelodia, Guiraca)* werden *Pogonomyrmex* und *Lasius* aus dem Kardinal, Wespen und Formiciden aus dem Grauen Dickschnäbler, *Camponotus* aus dem Rosenbrüstigen, Honigbienen und Myrmiciden aus dem Schwarzköpfigen, und Formiciden aus dem Blauen Dickschnäbler aufgeführt.

Über die Nahrung der Vögel Indiens geben C. W. Mason und H. Maxwell-Lefroy eingehende, auf Mageninhaltsuntersuchungen basierte Daten[109]). Nach ihnen bilden die Ameisen gleich den Heuschrecken „einen sehr großen Anteil an der Insektennahrung der indischen Vögel. Sie sind wohl die Lieblingsnahrung der Spechte, Wendehälse, Roller *(Coracias)* und einiger Fasanen. Die meisten Vögel, welche überhaupt Insekten fressen, verzehren auch Ameisen dieser oder jener Art." (Folgt Liste der in den Magen erkennbaren Ameisenarten.)

Eine Arbeit F. Dahl's gewährt uns einigen Einblick in die Nahrung der Vögel der Bismarckinseln[110]). Von 63 zumeist insektivoren Vogelarten fanden sich in 28 Ameisen vor, und zwar ebensowohl geflügelte wie ungeflügelte[111]).

Eine Untersuchung von Mageninhalten australischer Vögel verdanken wir J. B. Cleland[112]). Von 257 Magen, die Insektenreste enthielten, wiesen 55 Ameisen auf, wobei die Ameisen vielfach in großer Stückzahl vertreten waren.

In einer kurzen Liste, die G. L. Bates[113]) über Mageninhalte von Vögeln Südkameruns gibt, finden sich die Ameisen unter den

---

108) Food Habits of the Grosbeaks. Bull. Nr. 32, 1908.

109) The Food of Birds in India. Mem. Dept. Agric. Calcutta III, 1912, p. 1—371.

110) Das Leben der Vögel auf den Bismarckinseln. Mittlg. Zool. Sammlg. Mus. Naturk. Berlin I, 1899.

111) Jacobi betont (l. c. p. 113) das Vorkommen der geflügelten, „das will heißen wehrlosen" Formen. Er vergißt hiebei, daß es nicht nur geflügelte Männchen, sondern auch geflügelte Weibchen gibt.

112) Examination of Contents of Stomachs and Crops of Some Australian Birds. Emu, IX, XI, XII, 1909—1913.

113) Ibis, V, 1911, p. 631.

Insekten an dritter Stelle genannt; allerdings fügt Bates hinzu „mostly in stomachs of birds of the genus *Dendromus*“ [114]).

G. A. K. Marshall, der über J. B. Poulton's Anregung auszog, Mimikry zu beweisen, gibt im umfangreichen Berichte über seine diesbezüglichen Forschungen in Südafrika eine kurze Tabelle von Insekten, die er in Vogelmagen fand [115]). Diese Tabelle umfaßt nur 13 Insektenformen, zu denen die Namen der Vogelarten genannt sind, in denen die bezügliche Insektenform gefunden wurde. Bei den einzelnen Insektenformen sind im Höchstfalle 5 Vogelarten als nachgewiesene Feinde genannt; allein bei den Ameisen sind 10 Vogelarten *(Bradyornis mariquensis, Pratincola torquata, Monticola angolensis, Saxicola pileata, Buchanga assimilis, Thamnolaea cinnamomeiventris, Crateropus kirkii, Lophoceros leucomelas, Campothera bennetti, Crecopsis egregia)* aufgeführt. Ameisen erscheinen somit als das Meistbegehrte in dem kleinen Kreise des Beobachteten. Damit reimt sich wohl auch für das äthiopische Gebiet die Annahme irgendeines Grades von Gemiedensein der Ameisen nicht mehr.

Hiemit ist die Tatsache, daß Ameisen nicht nur nicht gemieden sind, sondern vielmehr einen bevorzugten, ja einen Hauptbestandteil der Vogelnahrung ausmachen, für alle fünf Erdteile ziffernmäßig nachgewiesen.

Was die wenigen insektivoren Säugetiere der Heimat anbelangt, so ist kein Grund zur Annahme gegeben, daß dieselben Ameisen verschmähen. Unter der Nahrung des Igels *(Erinaceus europaeus)* nennt K. Escherich [116]) Ameisen. Die Spitzmäuse, die als Wespenfeinde genannt werden [117]), dürften wohl auch Ameisen nicht fürchten. Auch Dachs und Fuchs, die gleichfalls Wespen nicht scheuen, werden gelegentlich, falls ihnen die Beute nicht allzu gering ist, Ameisen nicht verschmähen. In den Tropen, wo die Ameisen eine unvergleichlich größere Rolle spielen als bei uns, ist eine Reihe von Tierformen sogar fast ausschließlich der Ameisen- (und Termiten-)Nahrung angepaßt. Jacobi [118]) nennt die am Boden spürenden Zahnarmen, wie Ameisenbären *(Myrmecophaga)*, Gürteltiere *(Dasypodidae)*, Schuppentiere *(Manis)*, Ameisenbeutler *(Myrmecobius)* und Schnabeligel *(Echidna)*. Stitz [119]) erwähnt, *Orycteropus*, der Termiten auf-

114) Jacobi (p. 113) übersetzt falsch: „so gut wie allein“ von *Dendromus* verzehrt.

115) Five Years Observations and Experiments (1896—1901) on the Bionomics of South African Insects etc. Trans. Ent. Soc. Lond., 1902, p. 351.

116) Die Forstinsekten Mitteleuropas. I, S. 226.

117) E. André, Species des Hymenoptères d'Europe et d'Algérie II, 1881, p. 502.

118) l. c. p. 112.

119) l. c. p. 111.

sucht, werde auch Ameisen verfolgen. „Nächstdem kommen wohl in erster Linie Insektivoren in Betracht, sicher solche, von welchen bekannt ist, daß sie Termiten verzehren, wie die ostafrikanischen *Petrodromus*, ferner unter den Carnivoren Mangusten-Arten, unter ihnen der ostafrikanische *Crossarchus*. Von dem südafrikanischen, grabenden Erdwolf *(Proteles lalandi)* ist eine ähnliche Nahrung bekannt, und auch Affen, besonders Paviane, werden Ameisen fressen."

Daß Affen tatsächlich auf Ameisen geradezu erpicht sein können, zeigen die Versuche R. J. Pocock's[120]), bei welchen ein aus Südamerika, der Heimat der Mimikry und der Ameisenherrschaft[121]), stammender Kapuzineraffe (*Cebus* sp.) eine *Formica rufa* nach der anderen, soviel ihm immer gereicht wurden, mit Behagen fraß.

Schließlich hat sich sogar das höchststehende Säugetier, der Mensch, der Ameisen als Nahrung bemächtigt. Nach den Berichten von Reisenden werden Ameisen von Naturvölkern vielfach gegessen. Humboldt, Rengger, Schomburgk u. a. berichten solches von Indianern Südamerikas, Burchell von den Buschmännern Südafrikas, Mjöberg von Eingeborenen Australiens u. s. f. (Einzelheiten und Literatur bei Stitz, l. c. p. 72—73).

Ich glaube mit der im Voranstehenden gegebenen reichen Tatsachenfülle den Nachweis, daß die Ameisen keiner insektenfressenden Tiergruppe gegenüber effektiv geschützt sind, daß mithin auch ameisenähnliche Tiere keinen Schutz genießen können, in einer jeden Unbefangenen völlig überzeugenden Weise erbracht zu haben. Die metöke Myrmekoidie im Sinne einer durch Selektion herausgebildeten Anpassung stellt sich somit als ein bedauerlicher Irrtum der Forschung dar, der in vollem Umfange bedingungslos aufgegeben werden muß. —

Man könnte nach diesen negativen Darlegungen mit Recht die Frage aufwerfen: Wie nun soll sich die exakte Biologie den Erscheinungen der metöken Myrmekoidie gegenüber verhalten?

Ich denke, die Antwort ist einfach: unbefangen.

Die Ameisengestalt ist eine der typischen Arthropodengestalten. Mäßig langgestreckt, um die Körpermitte eingeschnürt, Kopf und Abdomen ziemlich groß und von ziemlich breit gerundeter Form, Beine und Fühler mäßig lang — das ist ihr wesentliches Charakteristikum. Eine Kombination weniger, alltäglicher Eigenschaften des Arthropodenkörpers.

Angesichts der Tatsache nun, daß in der ungeheuren Fülle von möglichen Gestaltungseinzelheiten, die die Grundzüge des Arthropodenkörpers zulassen, in zahlreichen, einander fernstehenden Grup-

120) Proc. Zool. Soc. Lond. 1911, p. 849.

121) In Brasilien sollen ja nach einem geflügelten Wort „nicht die Menschen, sondern die Ameisen Herren des Landes sein" (Forel, Stitz.)

pen Ähnlichkeiten auftreten, die wir nicht anders als „zufällig" bezeichnen können und tatsächlich so bezeichnen, angesichts dieser unleugbaren Tatsache kann die Tatsache, daß unter Hunderttausenden von Kombinationen und Abstufungen der wenigen Merkmale eine kleine Anzahl zufällig jenem Kombinationsbilde ähnelt, das uns von den Ameisen her so gut bekannt ist, nicht das mindeste Verwunderliche an sich haben. Es wäre vielmehr im Gegenteile verwunderlich und den Regeln mathematischer Wahrscheinlichkeit zuwiderlaufend, wenn gerade die einfache Kombination von fünf, sechs Merkmalen, die den Ameisentyp charakterisiert, unter den vielen Hunderttausenden von Kombinationen nicht mehr wiederkehren sollte. Man führe mathematisch die Wahrscheinlichkeitsrechnung durch und man wird mir recht geben müssen. Es ist kein Grund zum Staunen gegeben, von dieser Seite her steht kein Problem.

Man scheut das Wort „Zufall" in der Biologie. Mit Unrecht. Es gibt Fälle, in denen es für den Unbefangenen von kristallklarer Bedeutung ist. Ein solcher Fall liegt hier vor. Der Einwand von der gesetzmäßigen Bedingtheit alles Naturgeschehens ist hier nicht angebracht. Jeder Forscher weiß ja, daß „Zufall" ein relativer Begriff ist. Innerhalb unseres ökologisch-schutzmittelhypothetischen Problems fehlt offenkundig der kausale Zusammenhang zwischen den Ähnlichkeiten, in phylaktisch-ökologischer Hinsicht liegt daher Beziehungslosigkeit, d. h. Zufall, vor. Entwicklungsmechanisch, morphologisch hingegen ist jede einzelne Ähnlichkeit zweifellos das Ergebnis gesetzmäßiger Bedingtheiten, also kein „Zufall". Die Experimentalzoologie müßte sich dem Studium der Werdebedingungen jeder einzelnen myrmekoiden Form widmen, müßte die festgestellten Werdebedingungen aller dieser Formen schließlich kritisch miteinander vergleichen und ermitteln, ob Ähnlichkeit der Gestalt mit Ähnlichkeit der Werdebedingungen in nachweislichem Kausalnexus steht oder ob es sich um Wachstumserscheinungen handelt, welche, unbekannten Anstößen entsprungen, unabhängig von den Umweltfaktoren auftreten und welche Kombinationen von Merkmalen darstellen, die einander „zufällig" — im vollen Wortsinne — ähnlich sein können, und die, nach mathematischer Wahrscheinlichkeit, in einer bestimmten mutmaßlichen Anzahl auch als wirkliche Ähnlichkeiten in der Natur verkörpert sein werden.

Das ist der Weg, auf dem die Biologie exakt das Problem der Ähnlichkeiten anzufassen vermag. Der einzige. Damit ist die Stellung der exakten Biologie zum Myrmekoidieproblem gekennzeichnet: Experimentell forschend, im übrigen kritisch zuwartend, hypothesenlos, dem bisher Gebotenen gegenüber skeptisch. —

Man mag mir den Vorwurf machen, ich habe den an sich wenig belangreichen Fall der Ameisenmimikry hier zu eingehend behandelt.

Wiewohl ich nun darauf hinweisen könnte, daß die Ameisenmimikry heute immer noch einer der als bestfundiert geltenden Glanzpunkte der Hypothese ist[122]) und wiewohl es nicht zuviel sein kann, wenn zur endgültigen Widerlegung eines Irrtums ein Hundertstel von dem geschrieben wird, was über den Irrtum selbst geschrieben wurde und noch geschrieben worden wäre — so will ich dem Einwande doch recht geben.

Gewiß, es ist zuviel der Widerlegung. Allein ich habe alle diese eingehenden Erörterungen nicht geschrieben um des Gegenstandes willen, dessen Belanglosigkeit kaum von jemandem geringer geschätzt werden könnte, als eben von mir — ich wollte gewiß nicht den Spatzen der Ameisenmimikry gegenüber unnötiges wissenschaftliches Schwergeschütz aufführen, ich wollte lediglich ein bis in Einzelheiten ausgearbeitetes Bild der einzigen Methode geben, mit der meines Erachtens in Problemen solcher Art in unvoreingenommener, zahlenmäßig-exakter Tatsachenforschung vorgegangen werden muß, ja allein vorgegangen werden kann, soferne die moderne Ökologie dauernd auf den Rang einer nach wissenschaftlichen Methoden arbeitenden Disziplin Anspruch erhebt.

---

122) Man vergleiche die ausführliche Behandlung der Ameisenmimikry bei Jacobi, der in der Einleitung (S. VI) schreibt: „Bei der Stoffeinteilung hielt ich es für angebracht ... der Ameisennachäffung reichlichen Raum zu gönnen, weil sie mir im ganzen gesicherter und der unmittelbaren Nachprüfung zugänglicher scheint als die blendende, aber oft auf lockeren Stützen ruhende Mimikry der Lepidopteren.“ Und ein anderer Verfechter der Mimikryhypothese, O. Prochnow (Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie IX, 1913, S. 65) schreibt unabhängig von ihm: „Auf dem Gebiete der eigentlichen Mimikry ... sind die Neuentdeckungen natürlich sehr zahlreich. Das Verfahren ... ist ja so sehr bequem ... Man nimmt sich seine Schmetterlingskästen vor und sucht bunte, leidlich gut übereinstimmende Falter verschiedener Familien heraus und schon hat man der Wissenschaft einen Dienst geleistet ... Einen rühmlichen Gegensatz zu diesen ... Mimikry-Arbeiten von Poulton, Dixey u. a. bildet eine kritische Arbeit von Vosseler über die Ameisenähnlichkeit der ... *Myrmecophana* ... Heute kann man mit gutem Rechte nur die Mimikry bewehrter Hymenopteren durch Käfer, Schmetterlinge, Fliegen und Orthopteren — namentlich soweit eine ausgeprägte Formmimikry vorliegt — und die Übereinstimmung der Ameisengäste mit ihren Wirten als Fälle von Mimikry gelten lassen.“

Über die Wespennachahmung durch Käfer und Schmetterlinge und über die Bienennachahmung durch die Schlammfliege habe ich an anderen Orten gesprochen (Die morphologisch-analytische Methode in der Kritik der Mimikryhypothese, dargelegt an der Wespenmimikry [Sphekoidie] der Bockkäfer. Zoolog. Jahrb. v. Spengel [in Druck]. — Die Wespenmimikry der Lepidopteren [zugleich eine Darstellung des Mimikryproblems im allgemeinen]. Verhandl. Zool.-botan. Ges. Wien, 68. Bd., S. (164)—(194), 1918. — Die Bienenmimikry von *Eristalis*. Eine kritische Untersuchung. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie. XIV, 1918, S. 1—5, 73—79.)

Referate.

Das Vitamin ein Mikroorganismus?

Bis in die neueste Zeit glaubte man, daß für die Unterhaltung des Stoffwechsels, also als Energiequelle, die Kohlehydrate, die Fette und die Eiweißkörper der Nahrung ausreichend wären, bis man in steigendem Maße darauf hingewiesen wurde, daß noch etwas weiteres unentbehrlich ist, so daß bei seinem Fehlen in der Nahrung der Organismus mehr und mehr entkräftet wird und schließlich zugrunde geht. Entsprechende Krankheiten sind schon lange bekannt (Skorbut der Seefahrer und der Gefangenen, Pellagra der Maisbauern in Italien und die Beriberikrankheit der Seeleute im indischen Ozean). Man wußte, daß die durch die Kost bedingten Krankheiten sicher durch einen Nahrungswechsel, so beim Skorbut durch frisches Gemüse oder Obst und Fleisch, statt der bisher genommenen Konserven und Rauch- oder Salzfleisch geheilt werden können. Der fehlende rätselhafte Körper erhielt wegen seiner Bedeutung für das Leben den Namen Vitamin (Eykman, Gryns, Funk). Die durch das Fehlen des Vitamins in der Nahrung bedingten Krankheitsformen werden als Avitaminosen zusammengefaßt. Man fand, daß das Vitamin in gewissen Teilen der Nahrung vorhanden ist, so in der Aleuronschicht der Getreide-, Reis- und Maiskörner, in frischem Fleisch, Gemüse u. dgl. Wurde das Mehl nicht ganz kleiefrei ausgebeutelt und der Reis nicht in der Form verwendet, wie er in den Handel kommt, so blieb auch die Beriberikrankheit aus; besonders reichlich ist die Verbreitung der Beriberikrankheit im indischen Archipel. Die höheren Bevölkerungsschichten, welche das Reismehl aus „poliertem“ Reis gewinnen, erkranken, während die ärmere Bevölkerung verschont bleibt, für welche der Reis samt der Kleieschicht vermahlen wird. So wie man weiß, wo das Vitamin zu suchen ist, ist es auch schon längere Zeit bekannt, daß es sehr leicht wirkungslos gemacht, etwa durch Erhitzen zerstört wird. Man glaubte bisher es mit einer labilen äußerst komplexen chemischen Verbindung zu tun zu haben.

In der Sitzung der Pariser Akademie der Wissenschaften (10. Juni 1918) wurde mitgeteilt, daß es gelungen sei, einen im Gewebe des Tieres und der Pflanze weitverbreiteten Mikroorganismus, ein symbiontisches Bakterium, als das „Vitamin“ nachzuweisen [1]). Das Bakterium wurde ohne weiteres vom Körper aufgenommen. Durch experimentelle Avitaminose hervorgerufene Krankheitserscheinungen bildeten sich nach Einverleibung der Bakterien äußerst rasch zurück, und der kranke Organismus genas in kurzem völlig. Die mit der weißen Maus und der Taube angestellten Versuche verliefen folgendermaßen: Die Futterkörner waren geschält und sterilisiert, während die Kontrolltiere nicht sterilisiertes Futter bekamen. Alle bereits bekannten Symptome, wie: Appetitlosigkeit, Abmagerung, Gleichgewichtsstörungen, Lähmungen etc. verschwanden bei normaler Ernährung in einigen Tagen, während bei längerer Versuchsdauer die Tiere unter Ernährungsstörung an Schwäche eingingen. Wenn das Tier wieder normales Futter bekam, setzte sich die Abmagerung noch einige Tage weiter fort, aber unter dem Einfluß vitaminhaltiger Nahrung bildeten sich die Krankheitssymptome zurück, um schließlich ganz zu verschwinden. Bei einem Tier, das schon stark die Symptome einer Avitaminose zeigte, trat nach Injektion einer Kultur der Symbionten unter die Haut oder in die Leibeshöhle schon nach 1—2 Tagen eine ganz überraschende Besserung ein. Die statischen und taktischen Störungen verschwanden und bald war das vorige Körpergewicht

1) Vitamines et symbiotes, Note de M. M. Henri Bierry et Paul Portier, présentée par M. Y. Selage C. R. Tome 166, Nr. 23, 1918.

wieder erreicht. Am auffallendsten war dies bei der Taube, die schon nach einigen Stunden wieder normal laufen und fliegen konnte. Mehrmals wiederholte Injektionen von 1 ccm Kultur hätten stets die gleich guten Resultate gehabt; man könne also durch Einverleiben von Symbionten die Avitaminosen heilen. Die zu Beginn der Versuche aufgestellte Hypothese hätte sich im weiteren Verlauf vollauf bestätigt. Der einzige Einwand, den man, wie es scheine, machen könnte, sei der, daß man sagte, die eingeführten Bakterien wären als lebende Organismen selbst Vitamine und man hätte mit jedem andern selbst nicht aktiven Bakterium das gleich gute Resultat erzielen können. In der Tat enthielten ja manche Mikroorganismen, wie der Hefepilz, Vitamine; die Darmbakterien aber schienen keine Vitamine abzugeben, da bei den an Avitaminosen eingegangenen Tieren eine reiche Darmflora gefunden wurde.

Darauf äußerte sich Delage folgendermaßen: Die Voraussetzung der Symbionten im Körperplasma stände mit den schon jahrelang bewährten Leitsätzen Pasteur's in schroffem Widerspruch. Es sei ja eine alltägliche Erscheinung, daß Bakterien die Darmwand durchsetzten und sich im Körper verbreiteten. Die hohe Thermostabilität der Symbionten nach vielen Untersuchungen etwa 120° C. hätte man erst nach Aufstellung der Hypothese hervorgehoben. Die neue Lehre wäre so paradox, daß es erst noch zahlreicher genau unter denselben Bedingungen angestellter Versuche bedürfte, bis sie in der Wissenschaft festen Fuß fassen könnte. Wenn den Symbionten in der Tat alle den Vitaminen eigenen Eigenschaften zukämen, müßte man sie im Körpergewebe eines jeden Organismus finden. Die Taube und die weiße Maus würden ja von den Folgen einer Avitaminose sofort geheilt, wenn eine sehr kleine Menge Symbionten einverleibt würde. Wenn alles richtig wäre, müßten die Symbionten ständig durch die Aufnahme von Nahrung erneuert werden, da sie ja allmählich aufhörten wirksam zu sein. Die injizierten Symbionten bestanden in letzter Linie aus den Geweben der aufgenommenen Nahrungskörper; da sie nun ihre Wirksamkeit allmählich verlören und ständig bei der Nahrungsaufnahme erneuert würden, müßten sie sich offenbar in der aufgenommenen Nahrung ständig vermehren: Dieser Punkt müßte nun weiter aufgeklärt werden. Er wollte nur darauf hinweisen, ohne damit gegen die sehr interessanten Ausführungen Einspruch zu erheben. **Dr. phil. et med. L. Kathariner,** Freiburg (Schweiz).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band **März 1919** **Nr. 3**
ausgegeben am 31. März 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: **C. Correns**, Die Absterbeordnung der beiden Geschlechter einer getrenntgeschlechtigen Doldenpflanze (*Trinia glauca*). S. 105.
K. v. Frisch, Zur Streitfrage nach dem Farbensinn der Bienen. S. 122.
W. J. Schmidt, Vollzieht sich Ballung und Expansion des Pigmentes in den Melanophoren von Rana nach Art amöboider Bewegungen oder durch intrazelluläre Körnchenströmung? S. 140.

Die Absterbeordnung der beiden Geschlechter einer getrenntgeschlechtigen Doldenpflanze (Trinia glauca).

Von **C. Correns**, Berlin-Dahlem.

(Mit 3 Kurven im Text.)

Seit den Untersuchungen Struycks (1740) ist bekannt, daß beim Menschen die Sterblichkeit des männlichen Geschlechtes im allgemeinen größer ist, als die des weiblichen, so daß der Knabenüberschuß, der bei der Geburt noch besteht, allmählich schwindet und sogar einem Überschuß an Mädchen Platz macht[1]). Nur die Zeiträume vom 9. bis 15. und vom 27. bis 35. Lebensjahre machen eine Ausnahme; in ihnen ist, wenigstens in den meisten Ländern, die Sterbenswahrscheinlichkeit des weiblichen Geschlechtes etwas größer als die des männlichen.

1) Man vergleiche dazu z. B. bei H. Westergaard (1901) das Kapitel über die Anfänge der Mortalitäts- und Morbiditätsstatistik, speziell S. 47 u. f. und das Kapitel: Alter, Geschlecht und Zivilstand, S. 206 u. f. oder E. Czuber, 1910, Bd. II, S. 121.

Der hier mögliche Maßstab ist wenig geeignet, den Unterschied beider Geschlechter in der Kurve der Überlebenden oder in der Kurve der Sterbenswahrscheinlichkeit zum Ausdruck zu bringen (vgl. dazu Czuber, II. S. 121)[2]). In der folgenden Figur 1 ist versuchsweise eine andere Darstellungsweise gewählt, um das wechselnde Verhalten der beiden Geschlechter zu zeigen. Die Sterbenswahrscheinlichkeit des weiblichen Geschlechtes ist gleich

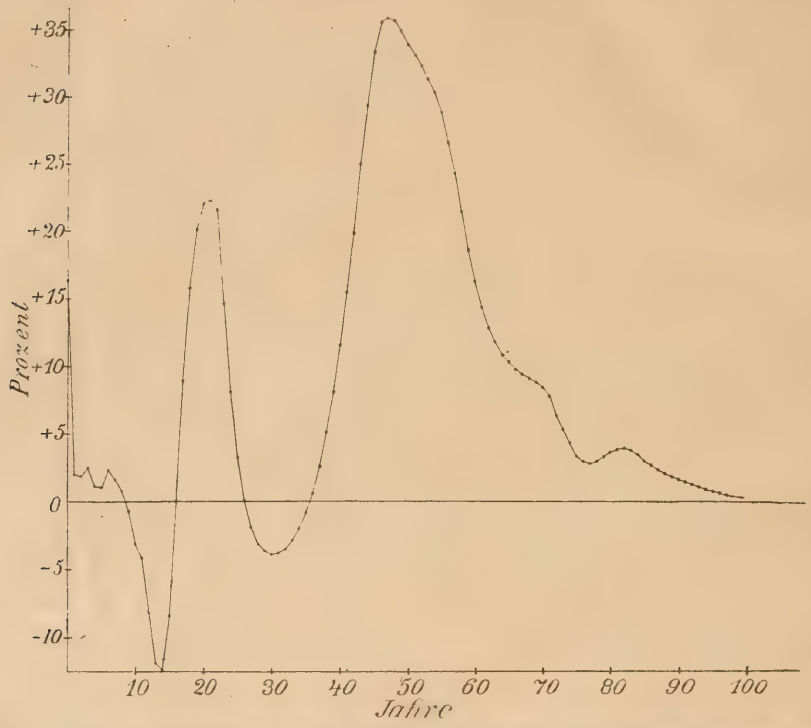


Fig. 1. Kurve der Sterbenswahrscheinlichkeit des männlichen Geschlechtes beim Menschen, die des weiblichen gleich 100 gesetzt. Näheres im Text.

100 gesetzt, und die Sterbenswahrscheinlichkeit des männlichen für die einzelnen Lebensjahre nach der deutschen Sterbetafel (Czuber, II, S. 444—447) berechnet. Die Differenzen von 100 sind, je nachdem sie positiv oder negativ ausfielen, als Ordinaten über oder

2) Die einzige graphische Darstellung, die ich kenne, rührt von Longstaff her und ist bei Havelock Ellis (1909, S. 511) reproduziert. Er benützte die Bevölkerung Englands und Wales 1870—1880 und zwar die Sterbeziffern auf 1000 Lebende beider Geschlechter. Die Kurve des weiblichen Geschlechtes zeigt nur ein abnehmendes Zurückbleiben hinter der des männlichen Geschlechtes bis zum 2. Lebensjahr und ein zunehmendes Zurückbleiben nach dem 35., und nichts von dem wiederholten Übereinandergreifen der Kurven.

unter der Abszissenachse aufgetragen, und die Endpunkte dann verbunden worden.

Die Kurve zeigt sehr schön die zwei Einsattlungen unter die Abszissenachse, hervorgerufen durch die größere Sterblichkeit des weiblichen Geschlechtes zwischen 9 und 15 und 27 und 35 Jahren, mit den Minima bei 14 und 30 Jahren, und die drei Berge mit den Maxima bei 0, 21 und 47 Jahren, bedingt durch die größere Sterblichkeit des männlichen Geschlechtes, mit auffällig regelmäßigem Ansteigen und Abfallen.

Die Sterbenswahrscheinlichkeit des weiblichen Geschlechtes, die bei dieser Darstellung eine gerade Linie ist und mit der Abszissenachse zusammenfällt, folgt in Wirklichkeit einer Kurve, die zuerst sehr steil, dann allmählich fällt, bei 13 Jahren ihr Minimum hat und dann wieder, erst sehr allmählich, später immer steiler ansteigt.

Vom Verständnis der Kurve der Fig. 1 sind wir wohl noch weit entfernt. Es ist sicher, daß an ihrem Verlauf nur zum Teil die ungleich große äußere Lebensgefährdung der beiden Geschlechter schuld ist, sondern daß es sich auch, und wohl überwiegend, um innere, konstitutionelle Ursachen handelt.

Ich habe mir erlaubt, soweit auf das Verhalten des Menschen einzugehen, weil ich es später mit dem Verhalten unserer Versuchspflanze vergleichen möchte. Andere dazu brauchbare Angaben kenne ich nicht. Bei manchen Tieren (Rädertieren, *Dinophilus* u. s. w.) ist die Lebensdauer der Männchen und Weibchen sehr auffällig verschieden (Korschelt, 1917, S. 123 u. f., bes. S. 128). Zweifellos wird sich auch sonst im Tierreich eine ungleiche Sterbenswahrscheinlichkeit der beiden Geschlechter finden; Genaueres darüber ist mir aber nicht bekannt. Auch aus dem Pflanzenreich weiß ich keine eingehenden Untersuchungen anzuführen, sondern nur einige mehr gelegentlich gemachte Beobachtungen. Manche Angabe mag mir freilich unbekannt geblieben sein.

Noch die meiste Literatur liegt für den Hanf vor. Fr. Haberlandt (1877) hält es für sehr wahrscheinlich, daß bei ihm die Sterblichkeit des männlichen Geschlechtes größer sei, als die des weiblichen, und möchte so das bekannte zahlenmäßige Überwiegen der Hanfweibchen erklären. Er stützt sich dabei auf das Ergebnis folgenden Versuches. Hanfkörner wurden am 30. Mai zwischen feuchte Flanellappen gebracht, und die Keimlinge, sobald sich das Würzelchen zeigte, vom 1. bis 4. Juni jeden Tag für sich getrennt in ein Beet ausgelegt. Leider wurde der Versuch abgebrochen, als das 1000ste Korn gekeimt hatte. Da die Arbeit an einer schwer zugänglichen Stelle erschienen ist, darf ich wohl die Tabelle, in der Fr. Haberlandt das Ergebnis zusammengefaßt hat, hier wiedergeben; sie ist um drei Spalten vermehrt, die Be-

rechnungen enthalten, die zur Beurteilung der Sicherheit der Ergebnisse dienen sollen.

Man wird danach den Beweis für die größere Sterblichkeit der Hanfmännchen nicht für sicher erbracht ansehen. Zunächst ist nicht ausgeschlossen, daß die Männchen rascher keimen als die Weibchen. In diesem Fall würde der Versuch bei gleicher, von Tag zu Tag zunehmender Sterblichkeit beider Geschlechter dasselbe Resultat ergeben. Außerdem sind die Zahlen zu klein, wie schon Sprecher (1913, S. 281 u. f.) auf etwas andere Weise ausgerechnet hat. Zieht man alle vier Tage zusammen, so erhält man 395 Weibchen und 387, also 49.49 % Männchen. Legt man diesen

Tabelle 1.

Das Auslegen der Hanfkeimlinge erfolgte am	Zahl der ausgelegten Keimlinge	Davon entwickelten sich ♂	Davon entwickelten sich ♀	Prozentsatz der zugrunde gegangenen Keimlinge	Von den am Leben gebliebenen Keimlingen entwickelten sich zu ♂	Von den am Leben gebliebenen Keimlingen entwickelten sich zu ♀	Differenz der Prozentzahl vom Mittelwert der ♂	m berechnet für den Mittelwert 49,5 %	3 m
1. Juni	595	273	243	13,27 %	52,9	47,1	+ 3,4	± 2,0	± 6,1
2. Juni	320	102	130	27,6 %	43,9	56,1	— 5,6	± 3,3	± 9,9
3. Juni	68	11	18	63,8 %	37,9	62,1	— 11,6	± 9,3	± 27,9
4 Juni	17	1	4	70,5 %	20,0	80,0	— 29,5	± 22,4	± 67,2
zusammen	1000	387	395	21,8 %	49,49	50,51			

Mittelwert zugrunde und berechnet die mittleren Fehler der vier Einzelversuche, so ist, wie die letzten Spalten der Tabelle zeigen, ihr Dreifaches stets größer, etwa doppelt so groß, als die beobachteten Abweichungen vom Mittelwert, die + 3,4 bis — 29,5 % betragen. Die Abweichungen sind also ganz unsicher. Nur das gleichmäßige Ansteigen der Prozentzahlen für die Weibchen vom ersten bis vierten Versuch spricht dafür, daß tatsächlich eine Gesetzmäßigkeit zugrunde liegt. Sie kann aber, wie schon bemerkt, ebensogut darin liegen, daß die Hanfmännchen rascher keimen, wie darin, daß sie leichter absterben,

Dasselbe gilt auch für die entsprechende Angabe Heyer's (S. 139 u. f.; vgl. die rechnerische Nachprüfung Sprecher's, 1913, S. 283). Aber auch hier haben wir vom 1. bis zum 4. Tage der Keimung — der 5. und der 6. Tag umfassen gar zu kleine Zahlen — eine Abnahme der Lebensfähigkeit der Keimlinge von 90 auf 32 %, parallel gehend einer Zunahme der Weibchen von 106,4 auf 150 %. — Auch eine Versuchsreihe von Muth (1906, S. 116), ebenfalls mit viel zu kleinen Zahlen, gab doch wieder um so mehr Weibchen, je schlechter die Früchtchen gekeimt hatten.

Der gleichsinnige Ausfall der Versuche spricht, trotz der im Einzelnen zu kleinen Zahlen, dafür, daß irgendeine Gesetzmäßigkeit zugrunde liegt. Dagegen, daß die männlichen Früchtchen rascher keimen, würden zwei weitere Versuche Heyer's (S. 139) sprechen, freilich wieder nur insofern, als in beiden die Prozentzahl der Weibchen um so mehr sank, je später die Früchtchen keimten; die Zahlen selbst sind zu klein, wenigstens in der einen Versuchsreihe. Etwa 36 Stunden nach der Aussaat waren die kräftigsten und schwächeren Keimlinge und die ungekeimten Körner getrennt worden. Fisch (1887, S. 141) hat aber das umgekehrte Resultat erhalten, freilich an sehr kleinem Material, und die Versuche Sprecher's (S. 287) fielen im selben Sinn wie jene Fischs aus, wenn sie auch nicht streng beweisend sind.

Für *Melandrium* gab Strasburger (1900, S. 759) an, daß die Männchen im Winter nachweislich stärker leiden als die Weibchen, und erklärte so damals das starke Überwiegen der letzteren in einer Versuchsreihe, während er später (1910, S. 452) eine „Schwächung der männlichen Tendenz der (männchenbestimmenden) Pollenkörner als Ganzes genommen" dafür verantwortlich machte. Weitere Angaben fehlen, so daß sich gar nicht beurteilen läßt, ob die Zahlen unseren heutigen Anforderungen genügt hätten. Eigene, zu andern Zwecken angestellte Versuche ergaben nichts Sicheres über eine solche Benachteiligung der Männchen.

Eine größere Anzahl von Versuchspflanzen — Bastarde zwischen *Melandrium album* und *rubrum* und die reinen Stammarten —, die einer Reihe von 18 Einzelversuchen angehörten, wurden im ersten und zweiten Jahr (1915 und 1916) in bestimmter Reihenfolge auf ihr Geschlecht untersucht, und im dritten (1917) die bis dahin abgestorbenen aufgenommen. Es waren mehr als die Hälfte, etwa 70 %, tot. Die kleine Tabelle 2 gibt das Resultat für die beiden Geschlechter.

Tabelle 2.

	Gesamtzahl	♀	♀ in %	♂	♂ in %	σ	m
insgesamt	3484	2176	62,3	1318	37,7	48,5	$\pm$0,821
davon tot	2452	1463	59,7	988	40,3	49,0	$\pm$0,990

Die Differenz beträgt 2,6 %, und ihr mittlerer Fehler

$$(\pm\sqrt{0{,}82^2 + 0{,}99^2}) \text{ ist } \pm 1{,}29\,\%;$$

er ist also genau halb so groß, und die Differenz selbst nicht sicher gestellt.

Eine zweite, viel kleinere Reihe von 10 Versuchen mit Sämlingen des Jahres 1916, ebenfalls nach dem Überwintern 1917 aufgenommen, gab eine noch größere Sterblichkeit:

Tabelle 3.

	Gesamtzahl	♀	♀ in %	♂	♂ in %	σ	m
insgesamt	677	468	69,1	209	30,9	46,2	1,76
davon tot	589	395	67,1	194	32,9	47,0	1,93

Die Differenz ist 2,0 %, also ähnlich wie bei der vorigen Versuchsreihe; ihr mittlerer Fehler 2,8 %, ist aber größer, wie sie selbst. Dafür, daß bei *Melandrium* die Männchen den Winter schlechter überstehen als die Weibchen, läßt sich also nur anführen, daß beide Versuchsreihen ein gleichsinniges Ergebnis aufweisen, durch das Verhalten der einzelnen Reihen selbst ist es nicht sichergestellt.

In all diesen Fällen handelt es sich eigentlich nur um das Endergebnis, ob das eine oder andere Geschlecht eine größere Sterblichkeit besitzt, nicht um die Absterbeordnung, die zeigen würde, wie sich das Absterben über die ganze Entwicklungszeit verteilt, und ob es beide Geschlechter stets im gleichen Verhältnis trifft, oder ob die beiden Geschlechter in einem veränderlichen Verhältnis zur Totenliste beitragen.

Bei einjährigen oder überhaupt nur einmal blühenden Gewächsen läßt sich die Sterbenswahrscheinlichkeit eines Geschlechtes überhaupt nicht, wie beim Menschen, während eines fast das ganze Leben umfassenden Zeitabschnittes direkt feststellen, weil sich das Geschlecht erst sehr spät, wenn die Blüten gebildet werden, feststellen läßt — wenigstens einstweilen. Günstiger liegen die Verhältnisse bei ausdauernden Gewächsen, weil der unbestimmbare Abschnitt der Entwicklung gegenüber dem bestimmbaren zurücktritt, ihm freilich physiologisch auch nicht gleichwertig ist. Aber auch hier ist die Untersuchung aus technischen Gründen, auf die ich jetzt nicht eingehen will, nicht so einfach, wie sie auf den ersten Blick vielleicht erscheint. Ich habe einige Versuchsreihen begonnen. Hier möchte ich einstweilen nur über das Verhalten der einmal blühenden, zweijährigen[3]) Doldenpflanze *Trinia glauca* berichten.

3) Briquet (Schinz und Keller, 1900, S. 358) bezeichnet *Trinia glauca* als einjährige Winterpflanze ☉ und als ausdauernd ♃; meine Sippe ist streng zweijährig ☉☉.

Die Versuche hatten eigentlich den Zweck, das erbliche Verhalten der zwittrigen Individuen zu verfolgen, die bei dieser sonst getrenntgeschlechtigen Art nach den Angaben in der Literatur vorkommen (A. Schulz, 1890, S. 90, 189; Henslow, 1888, S. 227). Dabei stellte sich die merkwürdig geringere Widerstandsfähigkeit der Männchen kurz vor und während der Blütezeit heraus. Sie soll im folgenden nach der letzten, umfangreichsten Versuchsreihe beschrieben werden[4]).

Von der Ernte des Jahres 1916 wurden noch im gleichen Jahre, am 24. August und 5. September, acht Aussaaten als Versuch 5 bis 12 gemacht, jede von einem andern Weibchen. (Durch die frühe Aussaat sollte versucht werden, die Entwicklungszeit der sonst streng zweijährigen Pflanze abzukürzen, was aber nicht gelang; obschon die Keimung schon nach vierzehn Tagen begann, kamen die Sämlinge ausnahmslos erst 1918 zur Blüte, wie es bei der Aussaat im Frühjahr 1917 auch geschehen wäre.) Die Saatschalen wurden den Herbst und Winter über im Kalthaus gehalten, und die Keimlinge von Zeit zu Zeit in Kisten pikiert — im ganzen nahezu 5500 — und weiterhin ebenfalls im Kalthaus gehalten. Viele gingen dabei ein, so daß Anfang Mai 1917 nur noch 3319 ins Freie ausgepflanzt werden konnten, auf Beete von 1 m Breite in Querreihen zu 5 und 4 im Verband, mit Abständen der Reihen von 20 cm, und die Pflanzen einer Reihe ebenfalls 20 cm voneinander entfernt. Solche Reihen gab es 736. Von diesen Sämlingen, die beim Auspflanzen sehr schlecht Ballen gehalten hatten, starben im Laufe eines Jahres noch nahezu tausend ab, so daß ich schließlich bei der ersten Aufnahme am 3. Mai 1918 nur noch 2367 untersuchen konnte.

Ziemlich viel Pflanzen zeigten Zwangsdrehungen und andere Anomalien, waren aber ohne weiteres als männlich oder weiblich zu bestimmen. Männlich und dazu etwas zwittrig waren nur vier (je eine bei Versuch 5 und 7, und zwei bei Versuch 6); sie sind im folgenden unter die Männchen gerechnet.

Die Beete wurden viermal revidiert: am 3. Mai, vom 13. bis 15. Mai, am 28. Mai und am 16. Juni. Bei dieser letzten Revision waren die Pflanzen schon stark ineinander gewachsen. Infolgedessen wurde versehentlich das Verhalten von 17, die bei der vorhergehenden Revision noch ganz oder doch teilweis lebendig gefunden worden waren, nicht bestimmt. Die vierte Aufnahme umfaßt

4) Das Saatgut verdanke ich der Güte des Herrn Professor Geisenheyner in Kreuznach; es stammt von einer wildgewachsenen weiblichen Pflanze. Was ich aus botanischen Gärten des In- und Auslandes als „*Trinia*“ erhalten habe, war, mit Ausnahme einer Probe aus dem botanischen Garten in Bremen, alles Andere, nur keine *Trinia*.

deshalb nur 2350 statt 2367 Pflanzen. 91 waren überhaupt nicht zur Blüte gekommen.

Schon bei der ersten Aufnahme zu Beginn der Blütezeit zeigte sich wieder das Absterben vorwiegend der Männchen, wie ich es 1913 in Münster i. W. und 1915 in Dahlem beobachtet hatte. Es ist im wesentlichen ein Abfaulen, das am Wurzelkopf, zwischen den grundständigen Blättern, beginnt, die rübenförmige Wurzel selbst ergreift und das Vertrocknen des blühenden Haupttriebes und der Seitentriebe zur Folge hat, die zwischen den grundständigen Blättern entspringen. Zuweilen bleibt ein Teil der Seitensprosse am Leben; gewöhnlich kann man aber bald die ganze verwelkende oder schon dürre Pflanze ohne Kraftanwendung vom Boden abheben.

Daß es sich um eine Infektionskrankheit handelt, ist wohl sicher, wenn der Erreger auch noch unbekannt ist. Sie hat mit dem Absterben der männlichen Pflanzen nach Erfüllung ihrer Funktion direkt nichts zu tun. Denn es gingen sehr oft Pflanzen ein, die eben erst mit dem Blühen begonnen hatten, und solche, deren Geschlecht nur durch Untersuchung der Blütenknospen mit dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung bestimmt werden konnte, und auch bei diesen kamen auf viel Männchen nur einzelne Weibchen. Es kam ferner vor, wenn auch nur sehr selten, daß ein Männchen bei allen vier Revisionen — also vom 3. Mai bis zum 16. Juni — blühend und am Leben gefunden wurde und anfing, von oben her, mit gesundem Wurzelkopf, zu vertrocknen. Häufiger war schon, daß Männchen bei drei Aufnahmen lebend waren.

Es ist auch keine geschlechtsbegrenzte Krankheit, denn es werden ja auch die Weibchen, wenngleich viel seltener, befallen, auch schon vor dem Aufblühen, im Knospenzustand, und bei der Fruchtreife werden sie offenbar sogar stark ergriffen.

In der Tabelle 4 ist das Ergebnis der vier Aufnahmen zusammengestellt. Der Raumersparnis wegen sind außer den Gesamtzahlen nur noch die Prozentzahlen der Abgestorbenen aufgenommen. Es genügt das ja zur Beurteilung der Sicherheit vollkommen. Pflanzen, die erst teilweis welk oder verdorrt waren, sind zu den lebenden gezählt, ganz oder stark welke als abgestorben gerechnet worden.

Zunächst interessiert uns das Geschlechtsverhältnis der Pflanzen, die überhaupt zum Blühen kamen. Zwischen der zweiten und dritten Aufnahme blühten nur noch einzelne Pflanzen neu auf; die vierte zeigte keine weitere Zunahme mehr. Wir können also von der dritten Aufnahme ausgehen.

Tabelle 4.

Versuchs-Nr.	♂	Von 100 ♂ sind tot am				♀	Von 100 ♀ sind tot am			
		3. V.	14. V.	28. V.	16. VI.		3. V.	14. V.	28. V.	16. VI.
		a	b	c	d		a	b	c	d
5	87	3,5	43,7	67,8	98,8	89	0	1,1	3,4	3,4
6	287	2,1	21,9	64,8	94,7	279	0	0,4	0,7	1,8
7	215	1,9	26,5	66,5	94,8	213	0	0,9	0,9	1,4
8	94	1,1	45,7	76,6	91,5	95	2,1	5,3	6,3	9,5
9	153	5,2	39,2	56,2	88,6	157	0,6	3,2	4,5	5,1
10	146	23,3	56,8	74,0	93,8	145	2,1	2,7	5,5	6,9
11	96	14,6	43,8	76,8	97,9	117	0	1,7	2,6	5,1
12	54	9,3	26,9	57,5	98,1	49	0	2,0	6,0	10,6
zusammen	1132	7,42	35,34	66,96	94,04	1144	0,5245	1,749	2,885	4,283

Tabelle 5 bringt das Verhältnis (in Prozenten) für die einzelnen Versuche getrennt und für alle acht zusammen, wie es sich aus den Angaben der Tabelle 4, speziell der Spalte c, ergibt.

Tabelle 5.

Versuchs-Nr.	Gesamtzahl	♀	♂	♀ in %	♂ in %	σ in %	m für $\sigma = 50{,}0$ %	Differenz der Prozentzahlen vom Mittelwert 49,74
5	176	89	87	50,57	49,43	50,00	3,77	— 0,31
6	566	279	287	49,29	50,71	49,99	2,10	+ 0,97
7	428	213	215	49,77	50,23	50,00	2,42	+ 0,49
8	189	95	94	50,26	49,74	50,00	3,72	± 0,00
9	310	157	153	50,65	49,35	50,00	2,84	— 0,39
10	291	145	146	49,83	50,17	50,00	2,93	+ 0,43
11	213	117	96	54,93	45,07	49,76	3,43	— 4,67
12	103	49	54	47,57	52,43	49,94	4,93	+ 2,69
zusammen	2276	1144	1132	50,26	49,74	49,999	1,05	

Es sind also vor Beginn der Zählungen im ganzen fast genau gleich viel Männchen und Weibchen: 49,74 und 50,26 %, vorhanden gewesen. Die Differenz, 0,52 %, macht eben die Hälfte des mittleren Fehlers (1,05 %) aus. Der geringe Vorteil der Weibchen kann sehr gut rein zufälliger Natur sein. Aber auch die einzelnen acht Nachkommenschaften, aus denen sich die Gesamtzahl zusammensetzt, stimmen ganz auffallend damit und unter sich überein. Nur einmal, bei Versuch 11, ist die Abweichung von dem Mittelwert größer (— 4,67 %), als der einmal genommene mittlere

Fehler (± 3,43 %), sonst ist sie geringer und bleibt fast immer unter seiner Hälfte.

Ich kenne keine andere diözische Blütenpflanze, bei der das Geschlechtsverhältnis (zu Beginn der Blütezeit) so nahe dem „mechanischen", 1 : 1, kommt, und kein Geschlecht einen deutlichen Vorteil vor dem andern zeigt.

In der Tabelle 6 ist nun zusammengestellt, wieviel weibliche und männliche Pflanzen bei den vier aufeinanderfolgenden Aufnahmen lebend und abgestorben, oder doch absterbend, gefunden wurden.

Tabelle 6.

Von Anfang der Blütezeit	Insgesamt 2276		1142 ♀				1132 ♂			
	lebend	abgestorben	lebend		abgestorben		lebend		abgestorben	
				in %		in %		in %		in %
bis 3. V.	2186	90	1136	99,48	6	0,52	1048	92,58	84	7,42
bis 14. V.	1856	420	1122	97,72	20	2,28	732	64,66	400	35,34
bis 28. V.	1485	791	1109	97,11	33	2,89	374	33,04	758	66,96
bis 16. V.	1176	1100	1093	95,71	49	4,29	81	7,16	1051	92,84

Bei der letzten Aufnahme waren fast alle Männchen tot (93 %), aber nur wenige Weibchen (etwas über 4 %).

Noch deutlicher als die Tabelle 6 zeigt Fig. 2 an den Kurven der Überlebenden das ungleiche Verhalten der beiden Geschlechter. Auf der Abszissenachse sind die Tage a, b, c, d abgetragen, an denen die Beete untersucht wurden. Auf ihnen wurden Ordinaten errichtet, deren Länge angibt, wieviel Prozent männlicher und weiblicher Pflanzen zu dem betreffenden Zeitpunkt am Leben gefunden wurden. Dann wurden die Endpunkte verbunden.

Die Kurve der Weibchen bleibt hoch über der der Männchen. Beide Kurven verlaufen ferner fast gerade; die Zahl der Überlebenden sinkt also bei beiden Geschlechtern sehr gleichmäßig. Bei den einzelnen acht Versuchen ist der Verlauf der Kurven unregelmäßiger, was teils an der geringeren Individuenzahl, teils wohl auch daran liegt, daß die Chancen, zu erkranken und abzusterben, ungleich verteilt waren.

Wie gleichmäßig die Zahl der überlebenden Männchen und Weibchen abnimmt, geht auch aus Tabelle 7 hervor. Sie gibt an, wie sich die beiden Geschlechter auf die Pflanzen verteilen, die bei jeder einzelnen Revision neu abgestorben gefunden worden waren.

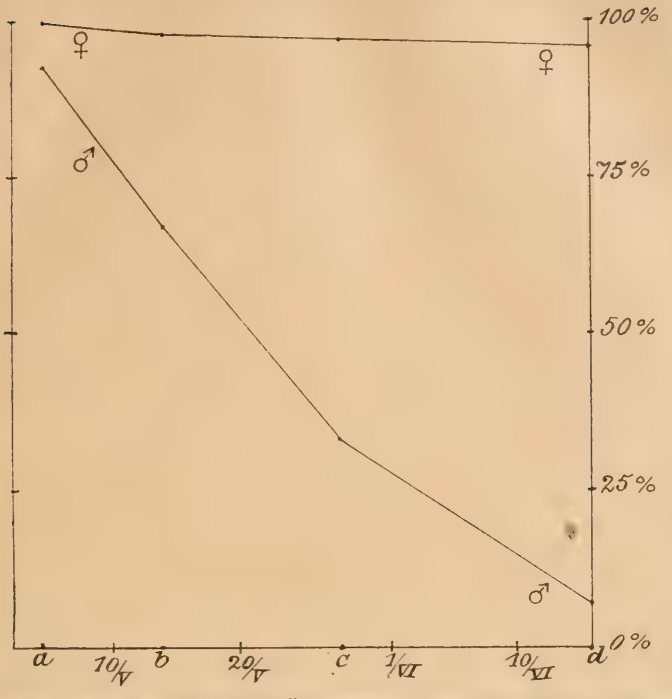


Fig. 2. *Trinia glauca.* Kurve der Überlebenden des männlichen und weiblichen Geschlechtes zwischen dem 3. Mai und 16. Juni.

Die Männchen machen stets annähernd gleich viel aus, zwischen 93,3 und 96,5 %. Die Tabelle enthält auch die mittleren Fehler der einzelnen Aufnahmen, für den Mittelwert 95,5 % berechnet;

Tabelle 7.

Aufnahme	Abgestorben	davon ♀	davon ♂	♂ in %	Differenz vom Mittelwert 95,5 %	σ in %	m
3. V.	90	6	84	93,3	− 2,2	25,00	± 2,19
14. V.	330	14	316	95,8	+ 0,3	20,07	± 1,14
28. V.	371	13	358	96,5	+ 1,0	18,38	± 1,08
16. VI.	309	16	293	94,8	− 0,7	22,16	± 1,18
zusammen	1100	49	1051	95,5	± 0	20,73	

man sieht, die Differenzen zwischen den Ergebnissen der einzelnen Aufnahmen und diesem Mittelwert sind etwa so groß wie ihre mittleren Fehler. Diese geringen Unterschiede können demnach sehr gut rein zufälliger Natur sein. — Auf ein Weibchen, das abstirbt, kommen also, während der Beobachtungszeit, jedesmal ungefähr 19 zugrunde gehende Männchen.

Wollte man für *Trinia* eine Figur zeichnen, die der als Fig. 1 für den Menschen gegebenen entspräche und die Sterbenswahrscheinlichkeit der Männchen darstellte, bezogen auf die gleich 100 gesetzte der Weibchen, so erhielte man eine Linie die gerade und nahezu parallel der Abszissenachse verliefe. Es ist das wichtig, weil es nochmals beweist, daß es sich bei der hohen Sterblichkeit der Männchen nicht um das Eingehen handelt, das man bei den Männchen nach Erfüllung ihrer Funktion vor allem im Tierreich so oft beobachtet, aber auch bei einmalfruchtenden Gewächsen, wie es unsere *Trinia* ist, erwarten wird. Denn dafür muß charakteristisch sein, daß sich das Zahlenverhältnis der abgestorbenen Männchen zu dem der abgestorbenen Weibchen in jedem der aufeinanderfolgenden Zeitabschnitte immer mehr zuungunsten der Männchen verschiebt, statt, wie es der Fall ist, annähernd konstant zu bleiben. Es liegt eben eine Todesursache vor, die beide Geschlechter trifft, nur daß das männliche viel härter mitgenommen wird.

Die Tabelle 6 und die Kurven der Fig. 2 geben nur das kurze Stück der Absterbeordnung der *Trinia glauca* wieder, das, zwischen dem Anfang Mai und der Mitte Juni liegend, die Blütezeit umfaßt und bei Herbstaussaat etwa $^1/_{15}$, bei Frühjahrsaussaat etwa $^1/_{11}$ der gesamten Lebenszeit ausmacht.

Das weitere Verhalten ist klar: Die letzten 6 % Männchen gehen auch noch zugrunde, und mit dem Reifen der Früchte sterben auch die Weibchen ab. Immerhin sinkt ihre Kurve nicht plötzlich, infolge der deutlich individuell ungleichzeitigen Reife. Genauer wurde das nicht verfolgt, um das sonst unvermeidliche starke Aussamen zu vermeiden.

Nicht so einfach ist der Verlauf der Kurven vor der ersten Aufnahme am 3. Mai anzugeben. Eine direkte Bestimmung für den ganzen Abschnitt ist ausgeschlossen, da das Geschlecht ja noch nicht erkennbar ist. Immerhin hätten sich die Kurven wohl noch ein kleines Stück weit rückwärts mit Hilfe der mikroskopischen Untersuchung der Knospen verfolgen lassen.

Sicher ist zunächst, daß die Kurven vor der ersten Aufnahme noch eine Zeitlang in der gleichen Richtung verlaufen und zusammenstoßen. Denn wir konnten am 3. Mai ja für die lebenden und toten Pflanzen zusammen das Geschlechtsverhältnis 1 : 1 feststellen (S. 113). Es läge nahe, anzunehmen, daß auch schon vorher, vor Beginn der Blütezeit, die Sterblichkeit der Männchen größer gewesen sei, als die der Weibchen, daß sich also die Kurve der Männchen nach links wenigstens eine Zeitlang auch noch über den Schnittpunkt hinaus in derselben ansteigenden Richtung fort-

setze. Das würde dann zu der Annahme zwingen, das Geschlechtsverhältnis sei vor der Blütezeit zugunsten der Männchen verschoben. Mit Hilfe der räumlich ungleich verteilten Sterblichkeit läßt sich jedoch zeigen, daß das nicht der Fall ist.

Wir können die Zeit vor der ersten Aufnahme in zwei Abschnitte zerlegen, einen ersten, vom Pikieren der Sämlinge in die Kisten bis zum Auspflanzen ins Freie, und einen zweiten, vom Auspflanzen bis kurz vor der ersten Aufnahme.

Was zunächst diesen zweiten Abschnitt angeht, so läßt sich sicher zeigen, daß in ihm, als Ganzes genommen, männliche und weibliche Pflanzen gleichmäßig eingegangen sein müssen. Ermöglicht wird das dadurch, daß sich das Absterben nicht gleichmäßig über die einzelnen Versuche und Beete erstreckte, sondern daß hier mehr, dort weniger Pflanzen eingegangen waren. Würde das männliche Geschlecht auch in diesem Abschnitt der Entwicklung eine größere Sterbeziffer besessen haben, als das weibliche, so müßten an den Stellen der Beete, die viel Lücken aufweisen, relativ mehr Weibchen vorhanden sein, als an den noch dicht besetzten Stellen.

Es ist das eigentlich ohne weiteres klar; doch will ich ein fingiertes Zahlenbeispiel geben. Wir nehmen zwei gleichgroße Gruppen, A und B, von zunächst gleich viel Männchen und Weibchen an. Jede mag aus 2000 Individuen bestehen. Die Sterblichkeit der Männchen soll größer sein, als die der Weibchen, so daß auf ein Weibchen immer vier Männchen eingehen; außerdem soll die Sterblichkeit überhaupt aber auch in den beiden Gruppen ungleich sein und in der Gruppe A nur 10 %, in der Gruppe B dagegen 50 % betragen. Dann sind nach Ablauf der Zeiteinheit in der Gruppe A noch 1800 Individuen am Leben: die 200 abgestorbenen setzen sich aus 40 Weibchen und 160 Männchen zusammen. Es leben also noch (1000—40=) 960 Weibchen und 1000—160=) 840 Männchen; das direkt bestimmbare Geschlechtsverhältnis ist 960 ♀ : 840 ♂ oder 53 % ♀ : 47 % ♂. In der zweiten Gruppe, B, sind nach der gleichen Zeit nur noch 1000 Individuen am Leben; die 1000 abgestorbenen bestehen aus 200 Weibchen und 800 Männchen. Folglich sind noch (1000—200=) 800 Weibchen und 1000—800=) 200 Männchen vorhanden; das direkt bestimmbare Geschlechtsverhältnis ist 800 ♀ : 200 ♂ oder 80 % ♀ : 20 % ♂.

Wie schon erwähnt waren bei unseren Versuchen die Sämlinge in Reihen zu 5 und 4 im Verband ausgepflanzt worden. Von diesen Reihen wurden nun zunächst immer je 10 aufeinanderfolgende zusammengefaßt. Jede dieser Dekaden hatte beim Auspflanzen 45 Individuen enthalten ($5 \cdot 4 + 5 \cdot 5$); durch das Absterben waren aber 42 bis 18 Pflanzen daraus geworden. Die verhältnis mäßig wenigen Trotzer (etwa 4 %) sind nicht mit gezählt. Die

letzten sechs Reihen sind weggelassen; die Gesamtzahl, 2259, ist deshalb um 17 kleiner als in Tabelle 5.

Ich habe nun die 73 Dekaden nach der Individuenzahl ansteigend geordnet und sie dann in acht Gruppen zusammengefaßt, von denen die erste die 10 ärmsten Dekaden umfaßt, die folgenden, immer individuenreicheren Gruppen je 9 Dekaden. Auf die einzelnen Versuche ist dabei keine Rücksicht genommen worden, was ja erlaubt ist, da sich, wie wir schon sahen, bei allen dasselbe Geschlechtsverhältnis herausgestellt hatte (S. 113, Tabelle 5).

In Tabelle 8 ist nun das Geschlechtsverhältnis der einzelnen Dekadengruppen zusammengestellt, wie es sich aus den Originalaufnahmen ergibt.

Tabelle 8.

	Dekaden-Gruppe	Blühende Pflanzen in der Dekade	Ausgepflanzte Sämlinge	Zu Beginn der Blütezeit noch am Leben	in %	♀	♂	♂ in %	Differenz von 49,58	m für den Mittelwert 49,58 in %
Arme Reihen-Dekaden	I	18—23	450	210	46,7	101	109	51,41	+1,83	3,45
	II	23—24	405	211	53,0	105	106	50,24	+0,67	3,44
	III	25—26	405	230	56,8	118	112	48,70	−0,88	3,37
	IV	27—30	405	256	63,2	126	130	50,78	+1,20	3,12
	I—IV	18—30	1665	907	55,99	450	457	50,39	+0,81	1,66
Reiche Reihen-Dekaden	V	31—35	405	298	73,6	146	152	51,01	+1,43	2,90
	VI	35—38	405	328	81,0	177	151	46,04	−3,00	2,76
	VII	38—41	405	351	86,7	173	178	50,71	+1,13	2,67
	VIII	41—42	405	375	92,6	193	182	48,53	−1,05	2,58
	V—VIII	31—42	1620	1352	83,46	689	663	49,04	−0,54	1,36
	zusammen		3285	2259	68,77	1139	1120	49,58	±0	1,11

Man sieht, daß es gar keinen merklichen Einfluß auf das Geschlechtsverhältnis der Überlebenden hat, ob von den ausgepflanzten Sämlingen mehr als die Hälfte (I, 53,3 %) oder noch nicht ein Zehntel (VIII, 7,4 %) zugrunde gegangen sind. Die Abweichungen, die die einzelnen Dekadengruppen von dem Mittelwerte — 49,58 % Männchen — zeigen, liegen stets innerhalb der Fehlergrenzen; meist sind sie sogar auffallend gering.

Für den vorangehenden Zeitraum, zwischen dem Pikieren und dem Auspflanzen der Sämlinge, gilt zweifellos das gleiche, wenn man ihn als Ganzes nimmt; auch hier war die Sterblichkeit der beiden Geschlechter annähernd gleich groß. Leider sind durch einen Zufall die genauen Zahlen der Sämlinge, die bei den einzelnen acht Versuchen pikiert wurden, zum Teil verloren gegangen. Es

waren aber von allen soweit möglich gleichviel Sämlinge aus den Saatschalen genommen worden, durchschnittlich 700. Wenn nun von Versuch 5 nur 338 und von Versuch 8 nur 352 Individuen ausgepflanzt werden konnten, von Versuch 7 dagegen 600 und von Versuch 6 sogar 663, und das Geschlechtsverhältnis später doch bei allen gleich gefunden wurde, so geht daraus eben hervor, daß auch auf diesem frühen Stadium Männchen und Weibchen den Schädigungen gegenüber gleich resistent waren.

Die Ursachen, die das Absterben der ausgepflanzten Sämlinge vor der Blütezeit bedingten, trafen also die beiden Geschlechter ganz gleichmäßig; die Männchen erwiesen sich ihnen gegenüber nicht empfindlicher als die Weibchen. (Es kann das natürlich nur für den Zeitraum als Ganzes gelten; in seinen einzelnen Abschnitten mag ein verschiedenes Verhalten der Geschlechter vorgekommen sein, das sich dann aber gerade gegenseitig kompensiert haben müßte).

Das Verhalten steht im auffallendsten Gegensatz zu dem kurz vor und während der Blütezeit. Er könnte entweder darauf beruhen, daß in den beiden Lebensabschnitten die äußeren Ursachen andere sind, oder darauf, daß sich mit dem Eintritt der Blütezeit bei gleichen äußeren Eingriffen die höhere Empfindlichkeit der Männchen erst einstellt, vielleicht im Zusammenhang mit den stofflichen Änderungen, die mit dem Herannahen des natürlichen Absterbens nach Erfüllung der Funktion als Pollenlieferanten verbunden sind.

Jede dieser Annahmen hat etwas für sich; eine Entscheidung kann ich zurzeit nicht treffen. Am wahrscheinlichsten ist, daß die Hauptrolle den Altersveränderungen zuzuschreiben ist. Nach den wenigen Beobachtungen, die mir für das Absterben der Weibchen vorliegen, hört ja auch bei ihnen mit der Fruchtreife die bisherige starke Resistenz gegen die Erkrankung auf und macht einer mindestens sehr deutlich gesteigerten Empfänglichkeit Platz.

In Fig. 3 sind versuchsweise die Kurven der Überlebenden beiderlei Geschlechts für *Trinia* gezeichnet. Genau bestimmt in ihrem Verlauf sind immer nur die kurzen, voll ausgezogenen Stücke; von den langen Abschnitten vorher sind ja nur je zwei Punkte festgelegt, und der geradlinige Verlauf dazwischen bloß angenommen und deshalb nicht voll ausgezogen. Noch unsicherer sind die nur punktiert angegebenen Enden der Kurven. Zum Vergleich ist die Kurve der Überlebenden für das weibliche Geschlecht beim Menschen eingezeichnet, um ihren ganz abweichenden Verlauf zu zeigen.

Auch die ganze Kurve der Sterbenswahrscheinlichkeit der *Trinia*-Männchen, bezogen auf die gleich 100 gesetzte der Weibchen, unterscheidet sich, wie die Teilkurve für die Blütezeit, wesentlich von der für das männliche Geschlecht beim Menschen, wie sie in Fig. 1

dargestellt wurde. Für *Trinia* verläuft sie stets annähernd parallel der Abszissenachse, mit der sie sich zunächst ungefähr deckt, und macht nur mit Beginn der Blütezeit einen großen Sprung nach oben, schneidet sie dagegen, so viel wir wissen, nicht oder höchstens ganz am Ende der Entwicklung, sieht also etwa so ⌐ aus. Schuld an diesem verschiedenen Verhalten ist gewiß die ungleich hohe Organisation der verglichenen Organismen, und die damit zusammenhängende verschiedene, ungleich starke und ungleich komplizierte Reaktionsfähigkeit.

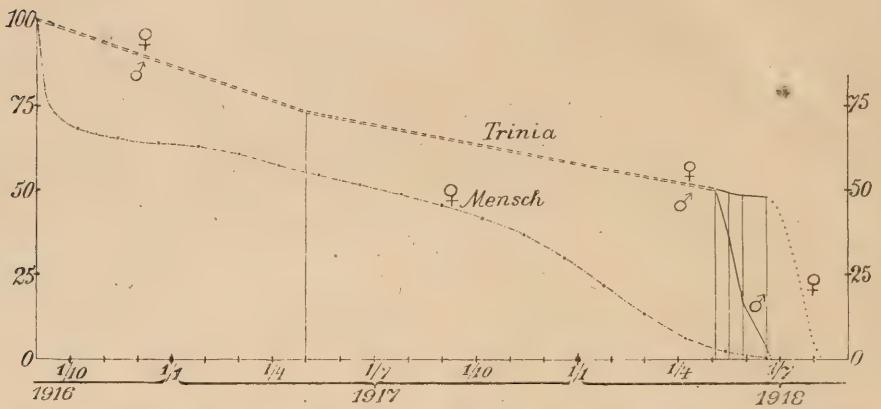


Fig. 3. *Trinia glauca*. Kurve der Überlebenden des männlichen und weiblichen Geschlechtes während des ganzen Lebens. Zum Vergleich ist auch die Absterbeordnung (Kurve der Überlebenden) für das weibliche Geschlecht beim Menschen gegeben; von 5 zu 5 Jahren ist ein Punkt eingetragen. Näheres im Text.

Meine Ergebnisse gewann ich an Material, das von einem Weibchen stammte. Wie sich andere Populationen, und wie sich vor allem Freilandpflanzen verhalten, muß ich dahingestellt sein lassen. Der Fäulniserreger ist jedenfalls weit verbreitet und nicht auf *Trinia* spezialisiert, da er sich in Münster i. W. und in Dahlem eingestellt hat, an zwei Orten, wo *Trinia* weder wild vorkommt noch kultiviert wurde. Daß er irgendwie mit den Früchten übertragen wird, halte ich für ausgeschlossen. A. Schulz gibt an, daß Männchen und Weibchen in ungefähr gleicher Zahl vorkommen, was mit unserem Ergebnis für die Zeit vor Beginn der Blüte stimmt. Die Beobachtungen wurden bei Bozen gemacht; die genauen Zahlen sind, wie mir Herr Kollege Schulz freundlichst mitteilte, nicht mehr vorhanden. Möglich, daß die Krankheit und damit das vorzeitige Absterben der Männchen nur an manchen Standorten auftritt. Der Boden ist in Münster und in Dahlem kalkarm, während *Trinia* im Freien Kalkboden entschieden bevorzugt (J. Briquet, in Schinz und Keller, 1900, S. 359).

Es sind das Fragen, deren Beantwortung ich anderen überlassen muß, die die Pflanze in größerer Menge im Freien beobachten können.

Zusammenfassung.

Das Geschlechtsverhältnis der zweijährigen, getrenntgeschlechtigen Doldenpflanze *Trinia glauca* ist kurz vor Beginn der Blütezeit fast genau 1 : 1. Vorher ist die Sterblichkeit der Männchen und Weibchen gleichgroß, wie sich mit Hilfe der räumlich ungleichen Verteilung des Absterbens zeigen läßt.

Mit Beginn der Blütezeit gehen nach und nach fast alle Männchen durch Abfaulen am Wurzelkopf ein, meist lange vor dem Abblühen, oft schon im Knospenzustand, während nur einzelne Weibchen ergriffen werden. Auf ein Weibchen, das zugrunde geht, kommen ungefähr 19 absterbende Männchen; dies Verhältnis, 1 ♀ : 19 ♂, bleibt während der ganzen Blütezeit sehr annähernd das gleiche.

Das Eingehen hängt nur insoweit mit der Erfüllung der Funktion der Männchen zusammen, als die damit verbundenen stofflichen Veränderungen eine große Empfänglichkeit gegen die Infektion bedingen, wie sie zur Zeit der Fruchtreife auch die Weibchen auf einmal, zum mindesten wesentlich gesteigert, zeigen.

Es ist kein Anzeichen vorhanden, daß bei *Trinia* die Sterbenswahrscheinlichkeit beim weiblichen Geschlecht, wie beim Menschen, auf bestimmten Entwicklungsstadien größer ist als beim männlichen.

Eine auffallend größere Sterblichkeit der Männchen läßt sich weder beim Hanf (nach fremden Beobachtungen) noch bei *Melandrium* (nach eigenen) sicher nachweisen. Bei ersterer Pflanze ist vielleicht rascheres Keimen der Männchen an den gemachten Angaben schuld.

4. Dezember 1918.

Literaturverzeichnis.

Czuber, E., 1910. Wahrscheinlichkeitsrechnung. II. Bd.

Ellis, Havelock, 1909. Mann und Weib. Eine Darstellung der sekundären Geschlechtsmerkmale beim Menschen. II. Aufl. Übers. von Dr. Hans Kurella. Würzburg.

Fisch, C., 1887. Über die Zahlenverhältnisse der Geschlechter beim Hanf. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. V, S. 136.

Henslow, G., 1888. The Origin of Floral Structures through Insect and other Agencies. London.

Heyer, F., 1884. Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechtes bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen. Ber. d. landw. Instit. d. Univ. Halle, V. Heft.

Korschelt, E., 1917. Lebensdauer, Altern und Tod. Jena; auch Beitr. z. Pathol., Anat. u. z. allgem. Pathol., Bd. 63, Heft 2.

Muth, Fr., 1906. Untersuchungen über die Früchte des Hanfes (*Cannabis sativa* L.). Jahresb. d. Ver. d. Vertr. d. angew. Botan. Jahrg. III.

Schinz, H. und Keller, R., 1900. Flora der Schweiz. Zürich.

Schulz, A., 1890. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. II. Biblioth. Botan. Heft 17.

Sprecher, A., 1913. Recherches sur la variabilité des sexes chez *Cannabis sativa* L. et *Rumex Acetosa* L. Ann. Scienc. Natur. Botan. 9e série, XVII, S. 254.

Strasburger, E., 1900. Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Zentralbl. XX, S. 657.

— 1910. Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot., XLVIII, S. 428.

Westergaard, H., 1901. Die Lehre von der Mortalität und Morbilität. II. Aufl. Jena.

Zur Streitfrage nach dem Farbensinn der Bienen.

Von K. v. Frisch, München.

In einer kürzlich erschienenen Abhandlung hat C. v. Heß (12) meine Versuche über den Farbensinn der Bienen in einer Weise angegriffen, die ich nicht stillschweigend hinnehmen kann.

Sehr ungern entschließe ich mich zu dieser Auseinandersetzung rein polemischer Natur. Neue Versuche habe ich nicht mitzuteilen. Zu solchen liegt kein Anlaß vor. Denn v. Heß bringt keinen einzigen Einwand, der durch eine gewisse Berechtigung zu einer Wiederholung oder Modifikation meiner Versuche herausfordern würde. Und doch kann ein Leser seiner Schrift, wenn er nicht gleichzeitig meine Arbeit über den Farbensinn und Formensinn der Biene (6) vornimmt und Seite für Seite vergleicht, was ich tatsächlich gefunden habe und wie es v. Heß darstellt, den Eindruck gewinnen, als wären mir grobe Versuchsfehler unterlaufen und als wären meine Schlußfolgerungen nicht gerechtfertigt. Wie es ihm gelingen kann, diesen Eindruck zu erwecken, sollen die folgenden Zeilen klar machen.

Ich weiß, daß ich v. Heß nicht überzeugen werde. Ich habe es schon bei früherer Gelegenheit erfahren, daß er Tatsachen, die mit seiner Überzeugung nicht vereinbar sind, einfach in Abrede stellt. Aber vielleicht kann ich durch meine Ausführungen manchen Leser, der die Frage nach einem Farbensinn der Biene noch für unentschieden hält, dazu veranlassen, daß er die von C. v. Heß und von mir publizierten Versuche aufmerksam vergleicht. Er wird dann finden, daß nicht das tatsächliche Ergebnis, zu welchem v. Heß in seinen langjährigen Untersuchungen immer wieder geführt wurde, sondern nur seine Deutung desselben mit den von mir gefundenen Tatsachen in schroffem Widerspruche steht.

Um das Folgende verständlich zu machen, wird es gut sein, wenn ich zunächst das Wesentliche der v. Heß'schen und meiner Beweisführung in Erinnerung bringe.

v. Heß knüpft an die Tatsache an, daß die Helligkeitsverteilung im Spektrum für das normale, farbentüchtige Menschenauge eine andere ist als für das total farbenblinde Menschenauge. Während dem farbentüchtigen Menschenauge das Spektrum im Gelb am hellsten erscheint, ist für den total Farbenblinden die hellste Stelle nach dem Gelbgrün bis Grün verschoben, ferner ist für den total farbenblinden Menschen das Spektrum an seinem langwelligen Ende verkürzt. Man kann die relativen Helligkeiten aller Farben messend bestimmen und erhält so für das farbentüchtige Menschenauge eine Kurve der Helligkeitsverteilung im Spektrum, die von der entsprechenden Kurve für das total farbenblinde Menschenauge in charakteristischer Weise verschieden ist. v. Heß trachtete an zahlreichen Tierarten durch sinnreiche Versuchsanordnungen, insbesondere unter Benützung der phototaktischen Reaktionen, die Helligkeitsverteilung im Spektrum festzustellen und fand bei den Fischen und bei allen von ihm untersuchten wirbellosen Tieren (darunter Bienen) die für den total farbenblinden Menschen charakteristische Verkürzung des Spektrums am langwelligen Ende und die Verschiebung der hellsten Stelle nach dem Gelbgrün bis Grün. Durch messende Bestimmungen gelangte er für die genannten Tiere zu einer Kurve der Helligkeitsverteilung im Spektrum, welche mit der entsprechenden Kurve für das total farbenblinde Menschenauge auffällig übereinstimmt. Er schloß daraus, daß diese Tiere total farbenblind seien.

Ich habe die Überzeugung geäußert, daß der Schluß nicht zwingend sei. Wenn für den total farbenblinden Menschen eine bestimmte Helligkeitsverteilung im Spektrum charakteristisch ist, muß nicht jedes Wesen, für welches die gleiche Kurve der Helligkeitsverteilung gilt, total farbenblind sein. v. Heß sucht zwar diese Ansicht bloßzustellen, indem er sagt, ich hätte es als unzulässigen Analogieschluß bezeichnet, daß er „ein Wesen, das die Merkmale der totalen Farbenblindheit zeigt, als total farbenblind betrachte“ (12, p. 345). v. Heß hat aber nicht gefunden, daß die betreffenden Wesen **die Merkmale** der totalen Farbenblindheit, sondern daß sie **ein Merkmal** der totalen Farbenblindheit **des Menschen** zeigen, nämlich die für den total farbenblinden Menschen charakteristische Helligkeitsverteilung im Spektrum[1]).

1) v. Heß betont besonders das Fehlen des Purkinje'schen Phänomenes bei den Bienen und anderen wirbellosen Tieren. Dies kann aber nur als spezielles Beispiel für die Übereinstimmung des Helligkeitssinnes jener Tiere mit dem des total farbenblinden Menschen, und nicht als gesondertes Argument betrachtet werden.

Als das wesentliche Merkmal totaler Farbenblindheit kann nicht gelten, daß die Farben in einer bestimmten relativen Helligkeit erscheinen, sondern daß die Farben nur nach ihrer Helligkeit, nicht nach ihrer Qualität unterschieden werden (vgl. meine Ausführungen [6] p. 8).

Es ist bemerkenswert, daß v. Heß in seiner ersten Mitteilung über den Lichtsinn bei Fischen (7) seine Schlußfolgerungen wesentlich vorsichtiger formuliert hat als später. Er schreibt dort (p. 35): „Alle von uns bisher ermittelten Tatsachen würden gut in Einklang stehen mit der Annahme, daß die untersuchten Fische total farbenblind seien, ja, nach einer solchen Annahme hätte man das tatsächlich gefundene Verhalten in allen Einzelheiten voraussagen können. Ein bei ihnen etwa doch vorhandener Farbensinn müßte jedenfalls mindestens hinsichtlich der Helligkeitsverhältnisse der von ihnen gesehenen Farben wesentlich anders geartet sein als der menschliche." In seinen zahlreichen späteren Arbeiten hat er seine Versuche auf wirbellose Tiere ausgedehnt und die Untersuchungsmethoden vervollkommnet. Die tatsächliche Grundlage seiner Schlußfolgerungen aber bleibt dieselbe[2]): Die Übereinstimmung des Helligkeitssinnes jener Tiere mit dem des total farbenblinden Menschen. Trotzdem weist er später jene Möglichkeit schroff zurück, die er selbst in den oben zitierten Sätzen zugegeben hat: daß jene Tiere einen Farbensinn haben, der hinsichtlich der Helligkeitsverhältnisse anders geartet ist als der menschliche. Er meint jetzt den „objektiven Nachweis der totalen Farbenblindheit der Bienen" erbracht zu haben, indem er zeigt, daß die Helligkeitswerte der Farben für die Bienen die gleichen sind wie für den total farbenblinden Menschen (10, p. 307 ff.).

Da für mich diese Schlußfolgerung nicht überzeugend war, suchte ich die Frage nach einem Farbensinn der Biene auf andere Weise zu entscheiden. Ich ging von folgender Überlegung aus: „Ist ein Tier total farbenblind, so sieht es eine Farbe, sagen wir ein Gelb, genau so wie ein Grau von bestimmter Helligkeit. In einer Serie grauer Papiere, welche in hinreichend feinen Helligkeitsabstufungen von Weiß bis zu Schwarz führt, muß also ein Grau enthalten sein, welches für das Tier mit dem Gelb identisch ist. Wenn man ihm nun ein gelbes Blatt in einer solchen Serie grauer Blätter von gleicher Form, Größe und Oberflächenbeschaffenheit vorlegt, so kann es das gelbe Blatt nicht mit Sicherheit herausfinden, es muß dasselbe mindestens mit einem der grauen

Denn wenn für ein Tier, so wie für den total farbenblinden Menschen, die Farben bei jedem Adaptationszustand denselben relativen Helligkeitswert haben, können wir kein Purkinje'sches Phänomen erwarten.

2) Von seinen mißglückten Dressurversuchen sehe ich hier ab. Ich komme später auf sie zu sprechen.

Blätter verwechseln. Man muß nur das Tier veranlassen, nach der gewünschten Farbe zu suchen, und dies geschieht am einfachsten durch Dressur mit Hilfe von Futter" (6, p. 10).

Ich habe nun Bienen auf verschiedentliche Farben dressiert und nachgewiesen, daß sie Orangerot, Gelb, ein gelbliches Grün, Blau, Violett, Purpurrot mit Sicherheit von allen Grauabstufungen unterscheiden. Sie haben somit Farbensinn.

Ich konnte aber auch zeigen, daß sie ein Rot, wie es auf Taf. 5 meiner Arbeit (6) unter Nr. 1 aufgeklebt ist, mit Schwarz, daß sie Blaugrün (Taf. 5, Nr. 10 und 11) mit Grau verwechseln; daß sie ferner innerhalb der „warmen" und „kalten" Farben zu einer Unterscheidung der Farbenabstufungen nicht befähigt sind, daß sie einerseits Orangerot mit Gelb und Grün, anderseits Blau mit Violett und Purpurrot verwechseln. „Das Verhalten der Bienen . . . erinnert sehr an die Symptome, die für rot-grünblinde Menschen, und zwar für die Protanopen . . . charakteristisch sind" (6, p. 42).

Dies mag genügen, um die Art meiner Versuche in Erinnerung zu bringen. Alles Nähere, insbesondere die Einzelheiten der Versuchsanordnung und die Widerlegung verschiedener Einwände, findet man in meiner Abhandlung (6) ausführlich dargestellt.

Ich habe nicht die Absicht, auf all die Wendungen und Redensarten der v. Heß'schen Schrift einzugehen, die mein Verhalten und meine Äußerungen in ein falsches Licht setzen. Ich will mich vielmehr, um diese Auseinandersetzung nicht länger zu gestalten, als im Interesse der Sache notwendig ist, auf die für die Beweisführung wesentlichen Punkte beschränken. Eines möchte ich aber doch richtigstellen, bevor ich auf die sachlichen Einwände zu sprechen komme. v. Heß schrieb von mir schon 1913 (9, p. 85): „Er schließt sich zwar hinsichtlich des Rot bereits durchaus meiner Darstellung an . . ." und gebraucht in seinen neuesten Publikationen (12, p. 347; vgl. auch 11, p. 411) die Wendung, daß ich für die Bienen „bereits Rot-Grünblindheit zugegeben" hätte. Es erweckt dies den Eindruck, als hätte ich einen Teil meiner früheren Angaben zurückgezogen. Das trifft nicht zu. Ich habe niemals behauptet oder auch nur als wahrscheinlich hingestellt, daß der Farbensinn der Biene mit dem des normalen, farbentüchtigen Menschen übereinstimme.

Seine sachlichen Einwände beginnt v. Heß mit der überraschenden Behauptung, **meine Protokolle zeigen, daß die Bienen „sattes Blau und Gelb nicht von Grau, also auch Blau nicht von Gelb unterscheiden können"** (12, p. 347).

Ich frage v. Heß zunächst, wie er diese Behauptung aufstellen kann, nachdem er aus meinen Protokollen ersehen mußte, daß die auf Gelb dressierten Bienen bei allen 7 Versuchen[3]), bei welchen ihnen ein gelbes Papier in der gesamten Grauserie vorgelegt wurde, das Gelb herausgefunden und von allen Grauabstufungen unterschieden haben, daß ferner die auf Blau dressierten Bienen bei allen 15 Versuchen[4]), bei welchen ihnen ein blaues Papier in der gesamten Grauserie vorgelegt wurde, das Blau herausgefunden und von allen Grauabstufungen unterschieden haben, daß ferner die auf Gelb dressierten Bienen bei allen 8 Versuchen[5]), bei welchen ihnen die gesamte Farbenserie vorgelegt wurde, die gelben Papiere gegenüber den blauen und purpurfarbigen in überwältigender Mehrheit besuchten, daß schließlich die auf Blau dressierten Bienen bei den 26 Versuchen[6]), bei welchen ihnen die gesamte Farben-Serie vorgelegt wurde, in 25 Fällen die blauen und purpurfarbigen Papiere ebenso entschieden gegenüber den gelben bevorzugten (nur in einem Falle wurde ein gelbes Papier relativ stark besucht, diese Ausnahme war durch die näheren Umstände leicht erklärlich, vgl. unten S. 132)[7]).

v. Heß übergeht denn auch diese Tatsachen mit Stillschweigen und schlägt einen beträchtlichen Umweg ein, um seine Behauptung zu begründen. Um aus meinen Protokollen nachzuweisen, daß die Bienen Blau und Gelb nicht von Grau unterschieden hätten, sieht

3) Vgl. (6), p. 12—14 (3 Versuche), p. 26 (1 Versuch), ferner Tabelle 36—38.

4) Vgl. (6), p. 14 (1 Vers.), p. 23 ff. (2 Vers.), p. 26 ff. (2 Vers.), ferner Tabelle 84, 88—91, 96, 102, 104, 111, 112.

5) Vgl. (6), Tabelle 36—43.

6) Vgl. (6), Tabelle 81—83, 85—94, 105—110, 113—119.

7) v. Heß will, wie aus seiner Anm. 2, p. 353 (12) hervorgeht, alle jene Versuche nicht gelten lassen, bei welchen die Farben nicht unter Glas dargeboten wurden und bei welchen daher ein etwaiger Einfluß eines (für uns nicht wahrnehmbaren) Duftes der farbigen Papiere nicht ausgeschaltet war. Dazu ist zu bemerken: Erstens: Bei den oben erwähnten Versuchen wurden — eben mit Rücksicht auf die Möglichkeit eines solchen Einflusses — in 18 Fällen die Papiere unter Glas dargeboten. Die eindeutigen Resultate dieser 18 Versuche allein würden genügen, um das zu beweisen, was v. Heß nicht zugeben will. Zweitens: Sehr häufig, z. B. auch bei meiner Freiburger und Münchner Demonstration der Versuche (vgl. [5]. ferner [6] p. 22 ff., p. 27 ff. etc.) bin ich so vorgegangen, daß ich die Bienen auf ein unbedecktes farbiges Papier dressierte und dann unmittelbar vor Versuchsbeginn alle Papiere mit einer Glasplatte bedeckte. Wenn der Dressurerfolg bei Verwendung unbedeckter Papiere auf einen Duft der Dressurfarbe zurückzuführen ist, so muß dieser Erfolg natürlich ausbleiben, sobald vor Versuchsbeginn eine Glasplatte über die Papiere gedeckt wird. Der Erfolg ist aber unter diesen Umständen genau derselbe wie in jenen Fällen, wo keine Glasplatte über die Papiere gedeckt wird. Das Erkennen der Dressurfarbe von seiten der Bienen ist daher nicht auf einen dem farbigen Papier anhaftenden Duft zurückzuführen, und darum sind auch die ohne Anwendung von Glas durchgeführten Versuche verwertbar. Ich dachte, daß dies aus meiner früheren Darstellung (6, p. 22—27) deutlich genug hervorgeht.

er nicht in den Protokollen nach, ob die Bienen tatsächlich Blau und Gelb von Grau unterschieden haben, sondern macht Versuche am rotblinden Menschen nach der Methode der Kreiselgleichungen. Er trägt dadurch Verwirrung in an sich klare Fragen und es ist nicht meine Schuld, wenn ich nun einen beträchtlichen Raum beanspruchen muss, um seine Ausführungen zu widerlegen.

v. Hess macht die Versuche am Rotblinden in Hinblick auf meine Angabe, der Farbensinn der Biene zeige in allen wesentlichen Punkten Übereinstimmung mit dem eines rotblinden (protanopen) Menschen.

Er befestigt auf einem Farbenkreisel eine kleine Scheibe des purpurroten Papieres, welches die Bienen mit Blau verwechselt haben. Dahinter bringt er drei größere, radiär aufgeschlitzte und ineinandergesteckte Scheiben von mattschwarzem, mattweißem und sattblauem Papier an und variiert die Größe der Sektoren dieser Scheiben solange, bis beim Rotieren des Kreisels für den rotblinden Menschen eine genaue Gleichung zwischen dem Purpurrot der inneren Scheibe und dem weißlichen Blau des äußeren Ringes entsteht. Er findet:

360^0 Bläulichrot $= 27^0$ Blau $+ 28^0$ Weiß $+ 305^0$ Schwarz.

Dann wählt er zu einem analogen Versuch statt des purpurroten Papieres das blaugrüne Papier, welches den Bienen nach meinen Versuchen farblos grau erscheint[8]). Er findet:

360^0 Blaugrün $= 82^0$ Blau $+ 89^0$ Weiß $+ 189^0$ Schwarz.

Resultat: Während die Bienen ein gewisses Blaugrün mit Grau, Purpurrot aber mit Blau verwechselt haben, sieht der rotblinde Mensch das betreffende Blaugrün gesättigter blau als das Purpurrot.

„Die Bienen sollen also ein sehr ungesättigtes, weißliches bezw. grauliches Blau[9]) von Grau scharf unterscheiden, während sie es mit einem sehr gesättigten Blau „völlig verwechseln"; dagegen soll ein gesättigteres, schöneres Blau[10]) für sie mit diesem Blau keine Ähnlichkeit haben, obschon sie es mit dem ihm viel weniger ähnlichen Grau verwechseln. Das ist natürlich ein Unding."

Durch weitere entsprechende Versuche findet er, daß jenes Rot, welches die Bienen mit Schwarz verwechselt haben, dem rotblinden Menschen deutlicher gelb erscheint als jenes grasgrüne Papier, welches die Bienen mit Gelb verwechselt haben.

„Auch hier haben also in v. Frisch's „Dressur"versuchen

8) Ich habe für die zwei blaugrünen Papiere Nr. 10 und Nr. 11 der Hering'schen Farbenserie angegeben, daß sie die Bienen von Grau nicht unterscheiden lernen. v. Hess sagt nicht, welches der beiden Papiere er benützt hat.

9) NB.: Gemeint ist das Purpurrot.

10) NB.: Gemeint ist das Blaugrün.

die Bienen ein sehr ungesättigtes Gelb mit sattem Gelb, dagegen ein beträchtlich gesättigteres Gelb mit Grau verwechselt.

„Wenn aber die Bienen einerseits ein weißliches Blau und Gelb mit Grau und anderseits ein noch weißlicheres Blau bezw. Gelb mit gesättigtem Blau bezw. Gelb verwechseln, so ist damit der Beweis erbracht, daß sie auch sattes Blau und Gelb mit Grau und somit auch sattes Blau mit sattem Gelb verwechseln" (12, p. 348 bis 351).

Ich will im folgenden voraussetzen, daß die obigen Kreiselgleichungen für alle rotblinden (protanopen) Menschen zutreffen[11]).

v. Heß scheint nicht zu bemerken, daß seine „Beweisführung" nur dann berechtigt wäre, wenn ich behauptet hätte, daß der Farbensinn der Biene in allen Einzelheiten mit dem Farbensinn des rotblinden Menschen übereinstimmt. Tatsächlich habe ich mich aber folgendermaßen ausgedrückt: „Das Verhalten der Bienen bei den in diesem Kapitel geschilderten Versuchen erinnert sehr an die Symptome, die für rot-grün-blinde Menschen, und zwar für die Protanopen . . . charakteristisch sind" (6, p. 42). Ich machte weiter-

---

11) Ich will aber auch nicht verhehlen, daß ich an einem rotblinden Menschen zum Teil wesentlich andere Werte erhalten habe.

Herr Dr. J. Rosmanit in Wien, Chefarzt der Südbahn, gab mir Gelegenheit, den betreffenden Rotblinden zu untersuchen. Es sei ihm auch an dieser Stelle bestens gedankt. Er hatte persönlich seinen Farbensinn geprüft und typische Protanopie gefunden.

Für das blaugrüne Papier (Blaugrün Nr. 11 der Hering'schen Farbenserie) erhielt ich eine Gleichung, die mit jener, die v. Heß an seinem Rotblinden gefunden hat, angenähert übereinstimmt. Die Blau-Anteile stimmen sogar genau überein. Ich fand:

360° Blaugrün = 82° Blau + 77° Weiß + 201° Schwarz.

Als ich aber neben dem purpurroten Papier auf dem Farbenkreisel, entsprechend den Angaben von v. Heß, 27° Blau + 28° Weiß + 305° Schwarz mischte, erklärte der Rotblinde, daß diese Mischung zu wenig blau sei (ich nehme an, daß v. Heß bei diesem Versuch. ebenso wie ich, das Purpurrot Nr. 15 der Hering'schen Serie benützte, denn auf dieses bezieht sich meine von v. Heß zitierte Angabe, daß es die Bienen mit Blau völlig verwechseln [6], p. 39). Ich erhielt bei meinem Rotblinden die Gleichung:

360° Purpurrot = 106° Blau + 10° Weiß + 244° Schwarz.

Für das Rot Nr. 1 fand ich die Gleichung:

360° Rot = 24° Gelb + 336° Schwarz.

Hier stimmt wieder der Gelb-Anteil mit dem von v. Heß angegebenen Wert genau überein. Das „grasgrüne" Papier aber sah der von Heß untersuchte Rotblinde weniger deutlich gelb als das Rot (die Zahlenwerte gibt v. Heß nicht an), während ich bei meinem Rotblinden die Gleichung erhielt:

360° „Grasgrün" = 45° Gelb + 20° Weiß + 295° Schwarz.

Der von mir untersuchte Rotblinde sah also, im Gegensatze zu dem von C. v. Heß untersuchten Rotblinden, das purpurrote Papier deutlicher blau als das blaugrüne Papier, und er sah das „Grasgrün" deutlicher gelb als das Rot. Schon daraus geht hervor, wie wenig solche Untersuchungen die Frage nach dem Farbensinn der Bienen fördern können.

hin darauf aufmerksam, daß die Untersuchung eines rotblinden Menschen, dem ich die farbigen Papiere vorlegte, gewisse Unterschiede zwischen seinem Farbensinn und dem der Biene erkennen ließ. „Es bestehen also wohl gewisse Differenzen zwischen dem Farbensinn der Biene und dem eines Protanopen; in allen wesentlichen Punkten aber herrscht, wie man sieht, Übereinstimmung" (6, p. 43).

Nur die zweite Hälfte des letzten Satzes erwähnt v. Heß (12, p. 348), die erste Hälfte und den vorher zitierten Satz erwähnt er nicht.

Er verschweigt also, daß ich selbst das Bestehen gewisser Differenzen zwischen dem Farbensinn der Biene und dem des rotblinden Menschen ausdrücklich betont habe. Er verschweigt, daß ich auf die Differenzen eben der Art hingewiesen habe, wie er sie durch die Methode der Kreiselgleichungen findet. Ich habe erwähnt, daß jenes Rot, welches die Bienen mit Schwarz verwechselt haben, von einem rotblinden Menschen unter den gleichen Bedingungen als „Rot" erkannt und von Schwarz unterschieden zu werden pflegt (6, p. 43, Anm.). Ich habe ferner erwähnt, daß das Blaugrün Nr. 11, welches von den Bienen mit Grau verwechelt wurde, dem rotblinden Menschen deutlich bläulich erschien (6, p. 43).

Ich habe mich in meiner Abhandlung auf die Deutung dieser Verhältnisse nicht eingelassen, sondern mich damit begnügt, auf das Bestehen gewisser Differenzen hinzuweisen. Nun sei aber doch erwähnt, daß sie eine einfache Erklärung finden, wenn man annimmt, daß für die Bienen das Spektrum am langwelligen Ende stärker verkürzt ist als für den rotblinden Menschen und daß für die Biene die „neutrale Zone" im Blaugrün etwas näher dem Blau liegt als beim rotblinden Menschen. Dann werden die Differenzen, auf die v. Heß so großes Gewicht legt, ohne weiteres verständlich. Ein Rot, welches für die Bienen von Schwarz nicht zu unterscheiden ist, kann für den rotblinden Menschen schon deutlich gelblich sein. Das „Grasgrün", welches die Biene mit Gelb verwechselt, erscheint dem rotblinden Menschen weniger deutlich gelb, wenn dieser Farbton für ihn näher dem neutralen Grau liegt als für die Biene, und das Blaugrün, welches für die Bienen dem neutralen Grau entspricht, hat für den rotblinden Menschen bereits einen blauen Ton.

Meine Angabe, daß zwischen dem Farbensinn der Biene und dem des rotblinden Menschen in allen wesentlichen Punkten Übereinstimmung herrscht, wird dadurch nicht berührt.

Es sei gestattet, hier nochmals anzuführen, wodurch die Rotblindheit im wesentlichen charakterisiert ist (vgl. 6, p. 42): „Für den Protanopen ist das Spektrum am langwelligen Ende verkürzt; rote Lichter erscheinen ihm sehr dunkel, dunkelrote Gegenstände so gut wie schwarz; im Spektrum besteht für ihn in der Gegend

des Blaugrün eine „neutrale Stelle", die er farblos grau sieht; gewisse blaugrüne Pigmentfarben sieht er wie ein Grau von mittlerer Helligkeit; purpurrote Farben verwechselt er mit blauen; am Spektrum sieht er an Stelle der etwa 160 Farbentöne, welche der Normale unterscheidet, nur noch zwei, nämlich eine „warme" Farbe, wahrscheinlich Gelb, entsprechend der langwelligen Hälfte des Spektrums, welche der Normale Rot bis Grün sieht, und eine „kalte", wahrscheinlich blaue, entsprechend der kurzwelligen Spektralhälfte, dort, wo der Normale grünblau bis violett sieht."

„All diese, für den Farbensinn des protanopen Menschen charakteristischen Merkmale sind uns auch bei der Analyse des Farbensinnes der Bienen entgegengetreten."

Ob nun etwa die neutrale Zone im Blaugrün um ein geringes näher dem Blau oder dem Grün liegt, ob das Spektrum am langwelligen Ende etwas mehr oder weniger verkürzt ist, kann demgegenüber nicht entscheidend in die Wagschale fallen.

Am allerwenigsten aber kann man aus einer solchen Abweichung den Beweis konstruieren, daß die Bienen überhaupt keinen Farbensinn hätten.

Weiter stellt v. Heß die Behauptung auf, **es sei das Verhalten der dressierten Bienen gegenüber den farbigen Flächen „nach v. Frisch's Dressurprotokollen unberechenbar: auf Hellgrau dressierte Bienen gingen stark auf Dunkelgrau. blaue und purpurfarbige Flächen wurden nicht nur von blaudressierten. sondern auch von graudressierten Bienen in sehr großen Mengen besucht; auf Blau dressierte Tiere gingen besonders zahlreich auf Purpur, besuchten aber gelegentlich auch sehr dunkles Grau. sehr helles Grau und Gelb, „offenbar zufällig" auch Grün in großen Mengen; auf Grasgrün dressierte Bienen gingen „aus unbekanntem Grunde" in großen Mengen auf Blau"** (12, p. 352).

Ich werde die einzelnen Sätze nun der Reihe nach vornehmen und nebeneinanderstellen, was v. Heß aus meinen Versuchsprotokollen herausliest und was tatsächlich aus ihnen zu entnehmen ist.

1. „Auf Hellgrau dressierte Bienen gingen stark auf Dunkelgrau."

Es ist aus dieser Angabe nicht zu ersehen, auf welche Versuche sich v. Heß bezieht.

Meint er mit dem „Hellgrau" das mittlere Grau Nr. 15 meiner aus 30 Nummern bestehenden Grauserie, so ist sein Satz eine unvollständige Wiedergabe meiner Resultate. Die Bienen beflogen in angenähert gleichem Maße Papiere, die heller waren, und solche, die dunkler waren als das mittlere Grau, auf welches sie dressiert waren. Mit anderen

Worten: die Grauserie war so fein abgestuft, daß eine Dressur auf ein bestimmtes mittleres Grau dieser Serie und dessen sichere Unterscheidung von den übrigen grauen Papieren nicht zu erzielen war (vgl. 6, p. 19ff.).

Meint er die Dressur auf Weiß (6, p. 22), so ist seine Behauptung falsch, denn bei diesen Versuchen gingen die Bienen niemals stark auf dunkelgraue Papiere.

Die Dressur auf das Grau Nr. 1 meiner aus 15 Nummern bestehenden Grauserie kann er wohl nicht meinen, denn er bezieht sich ja auf meine „Dressurprotokolle", und die Protokolle dieser Versuche habe ich aus Gründen, die aus meinen Mitteilungen (6) p. 21 ersichtlich sind, gar nicht veröffentlicht.

2. „Blaue und purpurfarbige Flächen wurden nicht nur von blaudressierten, sondern auch von graudressierten Bienen in sehr großen Mengen besucht."

Auf diese Behauptung komme ich später (p. 136) zu sprechen.

3. „Auf Blau dressierte Tiere gingen besonders zahlreich auf Purpur, besuchten aber gelegentlich auch sehr dunkles Grau, sehr helles Grau und Gelb, „offenbar zufällig" auch Grün in großen Mengen."

Daß die auf Blau dressierten Bienen besonders zahlreich auch auf Purpurrot gehen, ist ja eines der wesentlichen Resultate meiner Untersuchung und ist eine Stütze meiner Annahme, daß der Farbensinn der Biene mit dem des rotblinden Menschen weitgehend übereinstimmt.

Daß die auf Blau dressierten Bienen gelegentlich auch sehr dunkles Grau, sehr helles Grau und Grün in großen Mengen besuchten, geschah in einer Versuchsreihe, bei welcher ich eine Anordnung getroffen hatte, die von meiner sonstigen Versuchsanordnung in einem wesentlichen Punkte verschieden war; dies verschweigt v. Heß, obwohl es für die Beurteilung der Sache von ausschlaggebender Bedeutung ist. Während ich nämlich sonst, wenn ich das Verhalten der auf Blau dressierten Bienen gegenüber den anderen Farben prüfen wollte, das Dressurblau und die anderen Farben gleichzeitig auflegte, habe ich diesmal das Verhalten der Bienen gegenüber einer Reihe von Farben nacheinander geprüft, indem ich bei jedem Versuche die Grauserie und eine Farbe auflegte. Hierbei entstand bei den 5 Versuchen mit den blaudressierten Bienen, bei welchen als Farbe ein Blau oder Purpurrot aufgelegt wurde, stets auf der Farbe und niemals auf einem grauen Papier eine Bienenansammlung. Bei den 5 Versuchen mit den gleichen blaudressierten Bienen aber, bei welchen als Farbe ein Gelb oder Grün aufgelegt wurde und die Dressurfarbe auf dem Versuchstisch fehlte, entstand einmal auf einem dunkelgrauen, zweimal auf einem hellgrauen Papier,

einmal auf einem mittleren Grau und einmal auf Grün eine große Bienenansammlung. Diese großen Ansammlungen auf manchen Papieren erklären sich durch die Anziehungskraft, welche einzelne sich setzende Bienen auf die anderen ausüben. Diese Anziehungskraft macht sich geltend, wenn die Bienen auf dem Versuchstisch durch keines der Papiere besonders angezogen werden, wenn also z. B., wie in diesen Fällen, die Dressurfarbe auf dem Versuchstisch fehlt; sie macht sich nicht geltend, wenn die blaudressierten Bienen etwa zwischen Grau und Blau die Wahl haben, weil sie dann von der Dressurfarbe, auch wenn keine Biene darauf sitzt, weit mehr angelockt werden als von einem Grau, auf dem Bienen sitzen[12]). — Meine Annahme, daß die einmalige Bienenansammlung auf dem Grün „offenbar zufällig" war, ist wohl berechtigt und begründet: 1. durch das Benehmen der Bienen bei diesem Versuche (vgl. 6, p. 160); 2. dadurch, daß bei den 27 anderen Versuchen, bei welchen blaudressierten Bienen gleichfalls das betreffende Grün dargeboten wurde, in keinem Falle auf dem Grün eine Bienenansammlung entstand[13]); 3. dadurch, daß die Bienen das betreffende Grün (Nr. 10 der Hering'schen Farbenserie) von grauen Papieren nicht unterscheiden lernen (6, p. 143 ff.).

Daß die auf Blau dressierten Bienen gelegentlich auch Gelb in großen Mengen besuchten, ist eine Angabe, die den Versuch Tabelle 117, p. 169 meiner Abhandlung zur Grundlage hat; es wurde in diesem Falle außer den blauen Papieren auch eines der gelben Papiere von zahlreichen Bienen beflogen. Wieder verschweigt v. Heß jenen Umstand, der diese Ausnahme erklärt. Ich habe vor die betreffende Versuchsreihe die Worte gesetzt (p. 167): „Für die Verwechslungsversuche war es am 3. Tage der Dressur insofern noch zu früh, als nach meinen sonstigen Erfahrungen[14]) (vgl. S. 74, 75) noch eine Nachwirkung der vorangegangenen Dressur auf das Orangerot Nr. 3 zu erwarten war. Dies findet man in den Tabellen bestätigt; die „warmen" Farben wurden noch relativ stark besucht. Ich wollte die Versuche nicht länger hinausschieben, da ich noch andere Experimente mit den Bienen vorhatte. Daß diese von den blauen und purpurroten Papieren am stärksten angezogen wurden, geht trotz des erwähnten Umstandes aus den Tabellen deutlich hervor." Es wurden nämlich auch bei jenem Versuche, bei welchem ein gelbes Papier so stark beflogen wurde, durchschnittlich die „kalten" Farben noch

12) Ich habe diese Verhältnisse in meiner Abhandlung (6) auf p. 16—18 erörtert.

13) Vgl. die Tabellen meiner Abhandlung Nr. 81—83, 85—94, 101, 105—110, 113—119.

14) Es handelt sich um Versuche über das Erinnerungsvermögen der Bienen.

beträchtlich stärker besucht als die „warmen", und bei den sechs anderen, am gleichen Tage, bei der gleichen Versuchsanordnung durchgeführten Experimenten war dies noch in unvergleichlich höherem Maße der Fall.

Von den soeben besprochenen Fällen abgesehen, haben die blaudressierten Bienen bei **keinem** meiner **44** einschlägigen Versuche[15]) graue, gelbe oder grüne Papiere in größerer Menge beflogen, hingegen **jedesmal**[16]) die blauen oder purpurroten Papiere in großen Mengen (meist zu Hunderten) aufgesucht.

Es muß ein schlechter Rechenmeister sein, wer das Verhalten der Bienen in diesen Versuchen „unberechenbar" findet.

4. „Auf Grasgrün dressierte Bienen gingen „aus unbekanntem Grunde" in großen Mengen auf Blau."

Die auf „Grasgrün" dressierten Bienen haben bei den 5 Versuchen, bei welchen ihnen die Farbenserie vorgelegt wurde, die „warmen" Farben zu Hunderten beflogen, die „kalten" Farben dagegen kaum besucht. Nur einmal (Tab. 53) wurde ein blaues Papier stark beflogen, wobei die Art, wie dieser starke Besuch zustande kam, deutlich das Zufällige des Geschehnisses erkennen ließ („plötzliche Klumpenbildung gegen Ende des Versuches"); auch in diesem Falle wurden übrigens die „warmen" Farben noch doppelt so stark besucht wie die „kalten".

Auf die sonderbare Angabe, **daß „dressierte Bienen nicht imstande sind, auf Helligkeits- bezw. Farbenunterschiede zu reagieren, die von nichtdressierten Tieren augenblicklich mit voller Sicherheit wahrgenommen werden"** (12, p. 352), brauche ich wohl kaum ausführlich einzugehen.

v. Heß sucht dies zu begründen, indem er darauf hinweist, daß bei seinen Versuchen die Bienen, wenn er ihnen zwischen einem Blau und einem (für den total farbenblinden Menschen dunkleren) Purpurrot die Wahl läßt, stets nach der blauen Fläche eilen, während meine dressierten Bienen Blau und Purpurrot verwechseln, daß ferner die Bienen bei seinen Versuchen auf sehr kleine Helligkeitsunterschiede farblos grauer Flächen reagierten, während meine dressierten Tiere bei viel größeren Helligkeitsunterschieden grauer Papiere versagten.

Für jeden, der seine und meine Versuche kennt, muß klar sein, daß dies auf die verschiedenen Versuchsbedingungen zu-

15) Vgl. meine Abhandlung p. 14 (1 Vers.), p. 24 (2 Vers.), p. 27 (2 Vers.), Tab. 81—119.

16) Abgesehen von den 5 Versuchen, bei welchen ihnen kein blaues oder purpurrotes Papier dargeboten wurde (vgl. oben).

rückzuführen ist. v. Heß experimentiert mit frisch vom Stocke geholten, in einem Behälter eingesperrten und unter diesen Bedingungen positiv phototaktischen Bienen; sie zeigen das Bestreben, von zwei ihnen gleichzeitig sichtbar gemachten Flächen jener Fläche zuzulaufen, die ihnen heller erscheint. Bei meinen Versuchen sind die Bienen nicht positiv phototaktisch und die Helligkeit der Papiere ist innerhalb weiter Grenzen ohne Einfluß auf ihre Reaktionen; als ich sie auf ein Grau von bestimmter Helligkeit zu dressieren versuchte, wurde von ihnen verlangt, daß sie sich ein bestimmtes Grau der fein abgestuften, in buntem Durcheinander aufgelegten Grauserie merken und nach dem Gedächtnis wiederfinden sollten. Daß sie hierbei das Dressurgrau von anderen Grauabstufungen nicht unterscheiden lernten, wird selbstverständlich von niemandem als Beweis dafür angesehen werden, daß sie die betreffenden Helligkeitsunterschiede nicht wahrnehmen können.

Überdies sind die oben zitierten Sätze wieder eine ganz einseitige Darstellung der tatsächlichen Verhältnisse. v. Heß hätte hinzufügen müssen, daß unter gewissen Bedingungen gerade umgekehrt meine dressierten Bienen Farbenunterschiede, bei welchen seine nicht dressierten Tiere vollständig versagen, mit voller Sicherheit unterscheiden. Dies ist z. B. der Fall, wenn man blaudressierten Bienen — wie ich es auf dem Freiburger Zoologentag demonstriert habe (5, p. 57) — ein blaues und ein graues Papier von gleichem farblosen Helligkeitswerte vorlegt. Sie befliegen dann ausschließlich das blaue Papier, während die positiv phototaktischen Tiere unter den v. Heß'schen Versuchsbedingungen nach seinen Angaben zwischen einem Blau und einem Grau von gleichem farblosen Helligkeitswerte keinen Unterschied machen.

Dressurversuche nach v. Heß (12, p. 353 ff.). v. Heß ist es geglückt, eine weitere Versuchsanordnung zu finden, bei welcher die Dressur auf Farben nicht gelingt.

Er hat bisher — soweit es aus seinen Publikationen zu entnehmen ist — meine Versuche niemals in der Form nachgeprüft, wie ich sie angegeben habe, obwohl ich mich doch, wie er sagt, nunmehr der von ihm „entwickelten Methoden" bediene und damit Ergebnisse erzielt habe (v. Heß, 12, p. 353).

Er hat bereits in einer früheren Arbeit (9) mißlungene Dressurversuche mitgeteilt. Welche Umstände man — soweit sie aus seinen Mitteilungen ersichtlich sind — für das Mißlingen der Dressur nach seinen Methoden verantwortlich machen kann, habe ich in meiner Arbeit (6, p. 28 ff.) besprochen. v. Heß kommt jetzt (12, p. 359 ff.) auf meine dort vorgebrachten Einwände zurück, wobei er diese unvollständig zitiert und es im übrigen geschickt ver-

meidet, auf ihren wesentlichen Inhalt einzugehen. Es wäre verlockend, dies im einzelnen darzulegen; doch würde es viel Raum beanspruchen und eine Förderung des Problemes ist von einer solchen Auseinandersetzung nicht zu erwarten.

Es scheint mir nach diesen Erfahrungen auch eine Diskussion seiner neuen Dressurversuche wenig erfolgversprechend. Ich sehe von einer solchen auch deshalb ab, weil uns die Mitteilungen, die v. Heß über seine Versuchsanordnung macht, über wesentliche Punkte im Unklaren lassen. Ich könnte über die Ursachen des Mißlingens seiner neuen Versuche nur Vermutungen äußern. Es genügt, daß wir eine Methode kennen, nach welcher die Dressur auf Farben mühelos und zuverlässig gelingt.

In der Auseinandersetzung (12) p. 354, Anm., hat v. Heß, wie so oft, einen wesentlichen Teil meiner Ausführungen bei der Wiedergabe derselben weggelassen und bei der Entgegnung nicht berücksichtigt. Ich verweise diesbezüglich auf das, was ich in meiner Arbeit (6), p. 23, Anm., tatsächlich gesagt habe.

„Die Vorführung dressierter Bienen beim Freiburger Zoologentag." — Mit seinen „Freiburger Vorführungen hat v. Frisch selbst der Annahme eines Farbensinnes bei Bienen die letzte Stütze genommen" (12, p. 364, 365, 366).

Einige jener Versuche, die nach den Anschauungen von C. v. Heß nicht gelingen dürfen und die ja auch nach seiner Angabe „sämtlich unrichtig" sind, habe ich der Versammlung der deutschen zoologischen Gesellschaft zu Freiburg i. B. zu Pfingsten 1914 demonstriert (5).

Ich habe dort u. a. gezeigt, daß Bienen, die 2 Tage lang auf Blau dressiert worden waren, ein blaues Papier — welches sie nach v. Heß als ein farbloses Grau von bestimmter Helligkeit sehen — von grauen Papieren jeder beliebigen Helligkeit (genügend fein abgestufte Grauserie) mit Sicherheit unterscheiden. Zur Widerlegung des schon oben erwähnten Einwandes, daß sich die Bienen hierbei nach einem für uns nicht wahrnehmbaren Duft des blauen Papieres richten, war bei den Versuchen über alle Papiere eine Glasplatte gedeckt. Brachte ich die über dem Blau entstandene Bienenansammlung durch Verschieben der Glasplatte auf ein graues Papier, so löste sich binnen $^1/_4$—$^1/_2$ Minute der alte Bienenknäuel vollständig auf und auf dem Blau entstand ein neuer [17]).

Auch habe ich dort oftmals folgenden Versuch vorgeführt: bietet man den blaudressierten Bienen „nebeneinander das blaue und das entsprechende graue Originalpapier der Hering'schen Zu-

17) Wie sich v. Heß vorstellt, daß die mit dem Verschieben der Glasplatte verbundene „Erschütterung" die Bienen veranlassen soll, vom Grau weg immer just wieder zum Blau zu fliegen, ist mir nicht klar geworden (v. Heß [12], p. 355, 356).

sammenstellung [18]), also zwei Papiere, welche für einen total farbenblinden Menschen den gleichen farblosen Helligkeitswert besaßen, und deckt die Glasplatte darüber, so entsteht prompt auf dem Blau der Bienenknäuel, während das Grau unbeachtet bleibt. Verschiebt man nun die Glasplatte, sodaß der Bienenknäuel auf das Grau kommt, so löst er sich auf und bildet sich von neuem auf dem Blau" (5, p. 57).

Es ist interessant, zu welchem Erklärungsversuch v. Heß in Anbetracht dieser Tatsachen seine Zuflucht nimmt.

Er behauptet (12, p. 365), ich hätte schon 1912 ermittelt, „daß Bienen, selbst wenn sie niemals auf Blau gefüttert waren, sogar nach 8 Tage langer Dressur auf graue Papiere trotzdem vorwiegend blaue und purpurfarbige Papiere befliegen und sich hier in viel größeren Mengen sammeln als auf den grauen, auf die sie dressiert waren", der Blaubesuch sei also nach meiner eigenen Feststellung keine Folge der Blaudressur. Hätten die Teilnehmer an den Versuchen dies gewußt, „so würde niemand mehr an eine Farbendressur der Bienen glauben".

Abgesehen davon, daß ich mir wirklich nicht bewußt bin, diese merkwürdige Sache ermittelt zu haben [19]), übersieht v. Heß sonderbarerweise, daß es für die Beweiskraft meiner Versuche ganz gleichgültig ist, aus welchem

18) Es handelt sich um eine Zusammenstellung farbiger und grauer Papiere, die Hering von einem total farbenblinden Menschen hatte machen lassen; sie enthält neben jedem farbigen Papier das graue Papier, welches dem total farbenblinden Menschen mit dem farbigen Papier gleich erscheint.

19) Die objektive Grundlage für den Heß'schen Einwand bilden zwei Versuche (vgl. meine Abhandlung [6], Tabelle 4 und 5, p. 106), bei welchen ich den auf ein Grau von mittlerer Helligkeit dressierten Bienen gleichzeitig die aus 30 Nummern bestehende Grauserie und die aus 16 Nummern bestehende Farbenserie vorlegte. Die Dressur auf jenes Grau war vollständig mißlungen, die Bienen hatten infolge der feinen Abstufung der Grauserie nicht gelernt, daß ein bestimmtes Grau im Gegensatze zu den anderen Grauabstufungen die Anwesenheit von Futter bedeute, sie richteten sich also bei der Dressur nicht nach dem Grau, sondern suchten direkt das Zuckerwasser oder flogen einfach den zufällig zum Zuckerwasser gelangten Bienen zu. Bei den Versuchen, wo alle Papiere der Grauserie mit reinen, leeren Uhrschälchen versehen waren, äußerte sich das Mißlingen der Dressur darin, daß die Bienen völlig ziellos über dem Tisch herumschwärmten und daß einzelne, sich auf beliebige Papiere niedersetzende Tiere leicht zahlreiche andere zu sich zogen. So kam es regellos bald da, bald dort zu größeren Bienenansammlungen. In zwei Fällen habe ich nun, wie schon erwähnt, außer der Grauserie auch die Farbenserie aufgelegt. In einem Falle erhielt den stärksten Besuch ein purpurrotes Papier (Nr 16 der Serie), doch war seine Frequenz nur wenig höher als die Frequenz mehrerer grauer Papiere, nämlich binnen $^1/_4$ Stunde 25 Bienen auf dem Purpurrot, 16, 13, 11 etc. auf verschiedenen grauen Papieren; das andere, dem Blau näherstehende Purpurrot (Nr. 15) und die drei blauen Papiere wurden schwächer besucht als viele graue Papiere (8, 5, 2 und 1 Besucher). Beim zweiten Versuch entstand auf dem Purpurrot Nr. 16 gleich

Grunde die Bienen nach dem Blau suchen. Die Experimente sollten zeigen, daß die Bienen ein blaues Papier, welches ihnen nach v. Heß genau so erscheint wie ein graues Papier von bestimmter Helligkeit, tatsächlich von grauen Papieren jeder Helligkeit mit Sicherheit unterscheiden können. Um sie zu veranlassen, nach dem Blau zu suchen, habe ich sie auf Blau dressiert, da ich — im Gegensatze zu der von C. v. Heß geäußerten Meinung — bislang nicht überzeugt bin, daß die Bienen auch ohnedem auf Blau losfliegen. Wäre dies der Fall, so hätte ich mir die Dressur ersparen und der Versammlung auch so zeigen können, daß die Bienen das Blau nach seinem Farbwert von grauen Papieren unterscheiden.

v. Heß übergeht den zweiten oben erwähnten, in Freiburg demonstrierten Versuch, der direkt auf seine Theorie zugeschnitten ist, mit Stillschweigen: daß nämlich die blaudressierten Bienen ein unter Glas dargebotenes blaues Papier von einem grauen Papier, welches dem total farbenblinden Menschen mit dem Blau gleich erscheint, wohl unterscheiden. Dies kann, wenn seine Ansicht richtig ist, nicht der Fall sein. Es war aber der Fall und es geschah in allen Versuchen mit einer Schnelligkeit und Sicherheit, die den Teilnehmern an jenem Kongreß noch in Erinnerung sein wird.

Ich hätte mich ja auch schwerlich entschlossen, dressierte Bienen, deren Verhalten „unberechenbar" ist, auf öffentlichen Versammlungen vorzuführen.

In einer Fußnote der vorliegenden Arbeit kommt v. Heß auf den Farbensinn der Fische zurück.

zu Anfang eine große Bienenansammlung, von den blauen Papieren wurde eines etwas stärker besucht als graue Papiere (39 Bienen gegenüber 29, 29, 17, 16 etc. auf verschiedenen grauen Papieren binnen $^1/_4$ Stunde), die beiden anderen blauen und das dem Blau näherstehende purpurrote Papier wurden von 8, 13 und 14 Bienen besucht, Frequenzzahlen, wie sie in diesem Versuche auch viele graue Papiere aufzuweisen hatten. Wenn man diese Zahlen mit jenen vergleicht, wie sie an blaudressierten Bienen erhalten wurden, wird man gar nicht auf den Gedanken verfallen, daß hier ein der Blaudressur ähnlicher Effekt vorliegen könnte. Niemals haben blaudressierte Bienen das Blau und das Purpurrot Nr. 15 relativ so spärlich, die grauen Papiere so zahlreich beflogen.

v. Heß hätte also aus den Versuchen höchstens entnehmen können, daß die auf Grau dressierten Bienen vorwiegend das eine purpurrote Papier (Nr. 16) beflogen haben. Wie dies zu erklären war, habe ich nicht verfolgt. Es kann auch Zufall gewesen sein. Meine „Ermittlungen" pflege ich nicht auf zwei, noch dazu nicht eindeutige Versuche zu gründen.

Ich habe an anderer Stelle gezeigt (1, 2, 3), wie sich die Farbenanpassung an den Untergrund bei der Pfrille (Ellritze) zum Nachweise ihres Farbensinnes verwerten läßt. v. Heß hat die Richtigkeit der betreffenden Versuche bestritten und in direktem Widerspruch zu meinen Angaben behauptet, „daß gelber Untergrund auf die Färbung der Pfrillen keinerlei nachweislichen Einfluß hat" (8, p. 407).

In Anbetracht dessen hatte Prof. Richard v. Hertwig die Freundlichkeit, solche Versuche und die Protokollführung über dieselben mit mir gemeinsam vorzunehmen. Er bestätigte ihre Richtigkeit. Die Protokolle sind in meiner Arbeit „Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische" (4, p. 53 ff.) veröffentlicht.

Nun schreibt v. Heß in der erwähnten Fußnote (12, p. 361), er habe schon früher betont, daß man nur durch eine große Anzahl von lange fortgesetzten Beobachtungsreihen ein klares Bild von diesen Verhältnissen bekommen und durch Zufälligkeiten bedingte Täuschungen vermeiden könne. „Trotzdem hat R. v. Hertwig auf Grund der Teilnahme an einem einzigen (!) verwertbaren und an zwei weiteren, infolge zugestandener Versuchsfehler wertlosen Versuchen v. Frisch's die Richtigkeit jener Angaben bestätigt, deren Unrichtigkeit für den aufmerksamen Beobachter so leicht und eindringlich festzustellen ist."

Hierzu bemerke ich: Erstens: Die zwei „infolge zugestandener Versuchsfehler wertlosen Versuche" kann ich in unserem Protokoll nicht finden. Zweitens: R. v. Hertwig hat, wie aus unserem Protokoll ersichtlich ist, nicht „an einem einzigen verwertbaren und an zwei weiteren . . . wertlosen Versuchen" teilgenommen, sondern an zwei Versuchsreihen, bei welchen insgesamt zweiundzwanzig Pfrillen auf ihre Reaktionsfähigkeit auf gelben Untergrund durch mehrmaliges Wechseln des Untergrundes geprüft wurden. Hierbei haben sich zwei, nachgewiesenermaßen abnorme Tiere nicht verändert, bei den zwanzig anderen Tieren ist die Gelbfärbung beim Versetzen auf gelben Untergrund jedesmal eingetreten.

Die Einzelheiten sind aus unseren Protokollen (l. c.) zu ersehen. Diese wenigen Worte aber dürften genügen, um zu zeigen, wie weit sich die Darstellung, die v. Heß gibt, von der Wirklichkeit entfernt.

Anmerkung des Herausgebers. Wie aus den von Dr. v. Frisch gemachten Mitteilungen hervorgeht, hat Herr Prof. v. Heß in seiner neuesten Streitschrift gegen Dr. v. Frisch sich bemüßigt gesehen auch mich anzugreifen. Es geschieht dies in

einer Weise, welche darauf ausgeht mich in den Augen von Fachgenossen zu diskreditieren. Da v. Frisch schon auseinandergesetzt hat, wie unrichtig die Darstellung des Sachverhalts ist, auf Grund deren Herr Prof. v. Heß seine Angriffe gegen mich gerichtet hat, könnte ich mich darauf beschränken, gegen das von C. v. Heß beliebte Verfahren Verwahrung einzulegen. Ich möchte aber noch einen weiteren Punkt richtig stellen. v. Heß sagt, ich hätte die „Richtigkeit der Angaben bestätigt", „alle Ellritzen färbten sich auf gelbem Grunde gelb, diese Gelbfärbung gehe auf farblosem Grund wieder zurück". Das ist nicht richtig. Ich habe mich vielmehr darauf beschränkt, worum ich auch allein gebeten worden war, festzustellen, daß die Protokolle, welche Dr. v. Frisch über seine an 22 Ellritzen ausgeführten Versuche aufgenommen hatte, den Sachverhalt richtig wiedergaben. Richard Hertwig.

Zitierte Literatur.

1. Frisch, K. v., Über den Farbensinn der Fische. — In: Verhandl. d. deutsch. zoolog. Gesellsch., 1911, p. 220—225.
2. — Über farbige Anpassung bei Fischen. — In: Zoolog. Jahrb. Abt. f. allgem. Zoolog. u. Physiol. d. Tiere, Bd. 32, 1912, p. 171—230.
3. — Sind die Fische farbenblind? — In: Zoolog. Jahrb., Abt. f. allgem. Zoolog. u. Physiol. d. Tiere, Bd. 33, 1912, p. 107—126.
4. — Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische. — In: Zoolog. Jahrb., Abt. f. allgem. Zoolog. u. Physiol. d. Tiere, Bd. 34, 1913, p. 43—68.
5. — Demonstration von Versuchen zum Nachweis des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren. — In: Verhandl. d. deutschen zoolog. Gesellsch., 1914, p. 50—58.
6. — Der Farbensinn und Formensinn der Biene. — Zool. Jahrb., Abt. f. allgem. Zoolog. u. Physiol. d. Tiere, Bd. 35, 1915, p. 1—188. Auch separat erschienen, Jena 1914.
7. Heß, C. v., Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen. — In: Archiv f. Augenheilkunde, Bd. 64, Ergänzungsheft, 1909.
8. — Neue Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. — In: Zoolog. Jahrb., Abt. f. allgem. Zoolog. u. Physiol. d. Tiere, Bd. 33, 1913, p. 387—440.
9. — Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der Bienen. — In: Zool. Jahrb., Abt. f. allgem. Zoolog u. Physiol. d. Tiere, Bd. 34, 1913, p. 81—106.
10. — Messende Untersuchung des Lichtsinnes der Biene. — In: Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 163, 1916, p. 289—320.
11. — Der Farbensinn der Vögel und die Lehre von den Schmuckfarben. — In: Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 166, 1917, p. 381—426.
12. — Beiträge zur Frage nach einem Farbensinne bei Bienen. — In: Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 170, 1918, p. 337—366.

Vollzieht sich Ballung und Expansion des Pigmentes in den Melanophoren von Rana nach Art amöboider Bewegungen oder durch intrazelluläre Körnchenströmung?

Von Prof. W. J. Schmidt in Bonn.

(Mit 2 Abbildungen.)

Bekanntlich standen sich lange Zeit zwei Anschauungen über die Tätigkeit der Melanophoren gegenüber. Ein Teil der Forscher nahm an, die Ballung und Expansion des Pigmentes vollziehe sich nach Art amöboider Bewegungen, d. h. die Pigmentzellen vermöchten pseudopodienartige Fortsätze auszusenden und einzuziehen, so daß die Zelle bei der Ausbreitung des Melanins verästelt, bei der Ballung dagegen ohne Ausläufer, mehr oder minder kugelig abgerundet sei. Der andere dagegen glaubte, daß die Zellen ihre verästelte Form dauernd beibehielten, gleichgültig ob das Pigment geballt oder expandiert sei, daß nur im Expansionszustand die pigmenterfüllten Fortsätze leicht, bei der Ballung dagegen infolge der Entleerung vom Melanin schwer oder gar nicht zu sehen seien. Die letzte Auffassung nötigte dann weiter zur Annahme, daß die Verlagerungen der Pigmentgranula in der formkonstanten Zelle als intrazelluläre Körnchenströmungen ablaufen.

Alle neueren Untersucher stimmen für die schwarzen Chromatophoren der Fische und Reptilien der zweiten Deutung zu und zwar vornehmlich aus folgenden Gründen. Zunächst hat man beim Ballungszustand des Melanins pigmentfreie Ausläufer tatsächlich nachgewiesen und damit dargetan, daß die Ballung des Pigments ohne Einziehen der Zellfortsätze vor sich gehen kann. Ferner erscheinen bei stark geballtem Pigment die Kerne außerhalb der Pigmentmasse gelegen; da nun weiter durch Beobachtungen am lebenden Objekt (Fische) gezeigt werden konnte, daß die Kerne bei der Tätigkeit der Zellen ihre Lage nicht verändern, muß notwendigerweise der Zelleib nicht nur weiter reichen als das leicht sichtbare Melanin, sondern es wird äußerst wahrscheinlich, daß er in seinen Umrissen überhaupt unverändert geblieben ist. Schließlich hat man beobachtet, daß der Verästelungszustand einer Zelle vor und nach einer Ballung bis in die Einzelheiten hinein derselbe war, was kaum denkbar ist, wenn es sich um amöboide Tätigkeit handelte — es sei denn, daß die Pseudopodien sich in einem präformierten Lückensystem im Gewebe bewegten.

Bei den Amphibien ist eine Einigung über die Art der Melanophorentätigkeit noch nicht erzielt, wie man der Zusammenstellung von Fuchs (1914, Handb. d vgl. Physiol. v. Winterstein Bd. III, 1. Hälfte, 2. Teil) entnehmen mag, auf die ich auch hin-

sichtlich der vorhin gemachten Angaben verweise. Zwar neigt die Mehrzahl der neueren Autoren auch hier der Annahme intrazellulärer Körnchenströmungen zu, aber vor einiger Zeit hat sich Davenport Hooker (The reactions of melanophores of *Rana fusca* in the absence of nervous control, Z. f. allg. Physiol. **14**, 1913 p. 93—104 und: Ameboid movement in the corial melanophores of frogs, Anat. Record **8**, 1914, p. 103) wiederum ganz bestimmt für amöboide Tätigkeit bei den Kutismelanophoren des Frosches ausgesprochen. Sind die Anschauungen Hooker's richtig, dann klafft ein schwer verständlicher Gegensatz zwischen den Melanophoren der Fische und Reptilien einerseits, denen der Amphibien andererseits.

Hooker's Befunde sind kurz zusammengefaßt folgende: An Schnitten durch die Haut von *Rana fusca* erschienen die in Ballungszustand versetzten Chromatophoren gut abgegrenzt und von braunschwarzer Farbe; nur in einigen Fällen gingen von ihnen feine pigmenthaltige Fortsätze aus Hier und da war zu erkennen, daß die Zellen in Höhlen lagen, die vielleicht endothelial ausgekleidet seien. In diesen Höhlen sollen die Chromatophoren sich als ganzes, nach Art von Amöben ausdehnen und zusammenziehen. Die Tatsache, daß die Expansionsphasen ein und derselben Zelle stets gleich sind, soll durch die konstante Form der vorgebildeten Lücken bedingt sein. Waren die Farbzellen expandiert, so erschienen die Fortsätze von röhrenartigen Räumen umgeben. Daß diese Röhren nicht überall sichtbar sind, erklärt Hooker durch den Gewebsdruck, der sie mehr oder minder schließt. In Hautstücken, die in Blutplasma drei Tage lebend erhalten wurden, zeigten sich die geschilderten Lymphräume sehr klar, was der Autor auf das Fehlen des Gewebsdruckes zurückführt. Wie Hooker einen deutlichen Hinweis, daß die Zellen sich als ganzes expandieren und zusammenziehen, darin sieht, daß die Verteilung des Pigments in der Expansion gleichmässig im ganzen Zelleib sei, aber so, daß bei dem verringerten Durchmesser des Zellkörpers und der Fortsätze die einzelnen Körnchen gut sichtbar seien, während die im geballten Zustand ebenfalls gleichmäßig verteilten Körnchen nicht zu unterscheiden seien, verstehe ich nicht recht. Hooker kommt so zu dem Ergebnis: die Melanophoren liegen in vorgebildeten Spalten und ihre Tätigkeit beruht auf dem Einziehen und Aussenden von Pseudopodien.

Bei der Untersuchung verschieden fixierter (Sublimat und Flemming's Gemisch) und gefärbter (Eisenhämatoxylin, Thionin-Eosin, polychromes Methylenblau-Eosin, zum Teil mit Chlor gebleichter) Schnitte der Rückenhaut von *Rana esculenta* (und bei einigen Stichproben an *Rana fusca*) finde ich Hooker's Angaben über präformierte Lücken um die Chromatophoren herum nicht bestätigt. Die Melanophoren verhalten sich in diesem Punkte nicht anders wie irgendwelche Zellformen der Kutis, seien es nun Fibro-

blasten, Mastzellen u. s. w., d. h. sie liegen zwischen den Bindegewebsfasern, ohne daß irgendeine besondere (endotheliale) Abgrenzung des Bindegewebes gegen den Leib der Chromatophoren vorhanden wäre. Wie jede größere interfibrilläre Einlagerung bleibt natürlich die Gegenwart der Melanophoren nicht ganz ohne Einfluß auf den Verlauf der benachbarten Bindegewebsfibrillen, oder auch umgekehrt. Die Melanophoren passen sich eben in ihrer Form der Umgebung an. Das sind aber Beziehungen, die alle Zellformen der Kutis zu ihrer Umgebung zeigen, und wenn man die Räume, welche für die Zellen im Gewebe ausgespart bleiben müssen, als Lymphräume bezeichnen will — die aber einer besonderen Abgrenzung entbehren —, so ist das zwar nicht üblich, aber immerhin verständlich.

Während ich nun die Angaben Hooker's nicht bestätigen kann, sehe ich dagegen mit der größten Deutlichkeit pigmentfreie Ausläufer an Melanophoren im Ballungszustand. Fig. 1 u. 2

Fig. 1.

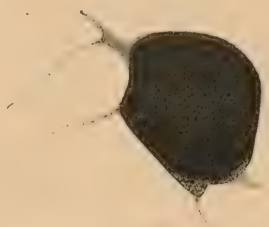


Fig. 2.

stellen derartige Melanophoren nach einem Flachschnitt durch die Rückenhaut von *Rana esculenta* dar. In Fig. 1 bildet das Melanin eine tief dunkle, etwas unregelmäßig geformte Masse mit kugeligen Vorwölbungen; von ihr gehen an zwei Stellen pigmentfreie Ausläufer ab, die mit etwas verbreiterter Basis an den Zelleib ansetzen, bald aber sich fadenartig verschmälern; an einer dritten Stelle ragt der Kern aus der geballten Pigmentmasse zum Teil hervor. Fig. 2 bietet im wesentlichen dasselbe Bild dar, nur ist die Zahl der im Schnitt gelegenen Ausläufer größer, und der auch hier zum Teil sichtbare Kern liegt an der Basis eines pigmentfreien Ausläufers, wie es oft der Fall ist. Solche Bilder, die in den Präparaten dutzendweise zu beobachten sind, bestätigen durchaus die Angaben früherer Autoren (Lister, Biedermann vgl. bei Fuchs 1914), die bei Fröschen pigmentfreie Ausläufer festgestellt haben; sie zeigen, daß bei vollkommen geballtem Melanin die Ausläufer bestehen bleiben können. Schon Biedermann hat seinerzeit in vorsichtiger Beschränkung auf das, was mit Sicherheit aus diesem Befund geschlossen werden kann, die Mög-

lichkeit offen gelassen, daß vielleicht noch ein nachträgliches Einziehen der pigmentfreien Fortsätze stattfinden könne. Aber selbst wenn das zutreffen sollte, was deshalb nicht wahrscheinlich ist, weil die beschriebenen Fortsätze an Zellen mit vollkommener Ballung des Melanins zu beobachten sind, handelt es sich beim Ballungs- und Expansionsvorgang selbst um intrazelluläre Körnchenströmungen.

Übrigens erinnern die Bilder in allen wesentlichen Punkten an die entsprechenden von Fischen und Reptilien (vgl. W. J. Schmidt, Die Chromatophoren der Reptilienhaut, Arch. f. mikr. Anat. **90**, 1917, Taf. IX); das gilt auch für die Lage des Kernes, der sich wenigstens zum Teil außerhalb des geballten Melanins befindet (s. o.). Auffallend ist die mit großer Regelmäßigkeit, wenn auch nicht ohne jede Ausnahme zu beobachtende Erscheinung, daß die pigmententleerten Ausläufer so sehr viel feiner sind als die pigmenterfüllten. Daß ein Verschmälern der Ausläufer beim Abströmen des Pigments stattfinden muß, ist selbstverständlich; dem entspricht ja auch, daß der zentrale Zellteil bei der Ballung umfangreicher und mehr kugelig wird. Gewisse Formveränderungen der Zellen finden also auch bei der intrazellulären Körnchenströmung statt; sie haben aber nichts mit amöboiden Erscheinungen zu schaffen. Darauf habe ich schon vor einer Reihe von Jahren hingewiesen (Beobachtungen an der Haut von *Geckolepis* und einigen anderen Geckoniden 1911, in: Voeltzkow, Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—1905, Bd. IV). Doch war ich einigermaßen überrascht, daß die pigmentfreien Ausläufer bei *Rana* von so geringem Kaliber sind. Es wird aber auch bei der Ballung mit dem Pigment Plasma abströmen müssen und vielleicht hat Biedermann nicht Unrecht, wenn er annehmen möchte, die pigmentfreien Ausläufer beständen aus einem festeren Plasma. Im übrigen muß ich Hooker (1914) beistimmen, wenn er für den Frosch das Vorkommen intrazellulärer Kanälchen (Ballowitz bei Fischen), stabartiger Strukturen im Zelleib oder überhaupt das Vorhandensein eines spezialisierten Plasmas, ferner eine bestimmte Ordnung der Granula zueinander oder zum Kern ablehnt. Es kommt aber den Melanophoren des Frosches gleich denen der Fische und Reptilien ein zelluläres Zentrum zu, das wie dort genau die Mitte des geballten Pigments einnimmt. Radiärstrahlige Bildungen sind aber um dieses Zentrum herum so gut wie gar nicht zu beobachten und damit mag die ungeordnete Bewegung der Pigmentgranula im Gegensatz zur Reihenbewegung bei den Fischen zusammenhängen (vgl. W. J. Schmidt 1917, Die Chromatophoren u. s. w., s. o.). Genaueres über dieses Gebilde, ebenso über die pigmentfreien Ausläufer und die Kernverhältnisse der Melanophoren beim Frosch bringe ich in einer Arbeit, die im Arch. f. Zellforschung in Druck gegeben ist.

Hooker hat seine Behauptung, die Tätigkeit der Melanophoren beim Frosch vollziehe sich wie jene der Amöben, auch auf die Larven ausgedehnt. Nun kommen in der Epidermis von Froschlarven pigmentbeladene Zellen vor, die ausgesprochen amöboide Bewegungen zeigen (vgl. meinen im Zool. Anz. erscheinenden Aufsatz: Einige Beobachtungen an melaninhaltigen Zellformen des Froschlarvenschwanzes); ob diese Zellen aber später zu den im Epithel gelegenen Melanophoren werden, ist noch fraglich. Bei den Kutis-Melanophoren der Froschlarven dagegen konnte ich mich nach Beobachtungen am überlebenden Material nicht vom Vorhandensein amöboider Bewegungen überzeugen; vielmehr entsprach die Art der Verlagerung der Granula viel mehr intrazellulären Körnchenströmungen (s. am letztgenannten Ort), allerdings konnte ich pigmentfreie Ausläufer bei den kutanen Melanophoren (im überlebenden Zustand) nicht feststellen. So will ich denn die Möglichkeit amöboider Bewegungen bei jugendlichen Chromatophoren der Froschlarven nicht bestreiten, zumal auch Holmes (1913, Univ. Calif. Publ., Zoology, Vol. 11, p. 143—154 Observations on isolated living pigment cells from the larvae of amphibiens) derartige Bewegungen beobachtet hat. Anscheinend hat derselbe Autor (ibidem Vol. 13 p. 167—174, The movements and reactions of the isolated melanophores of the frog) amöboide Bewegungen bei isolierten Chromatophoren des erwachsenen Frosches beobachtet. Beide Arbeiten von Holmes sind mir bislang nur durch den kurzen Hinweis auf ihren Inhalt in der Bibliographia zoologica zugänglich geworden. Jedenfalls aber liefert das Auftreten amöboider Bewegungen an Melanophoren unter so ganz anders gearteten Bedingungen keinerlei Beweis gegen die von mir vertretene Anschauung, daß unter normalen Verhältnissen die Tätigkeit der Melanophoren des erwachsenen Frosches auf intrazellulärer Körnchenströmung beruht.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band **April 1919** **Nr. 4**

ausgegeben am 30. April 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: C. Börner, Stammesgeschichte der Hautflügler. S. 145.
H. Henning, Mnemelehre oder Tierpsychologie? S. 187.

Stammesgeschichte der Hautflügler.

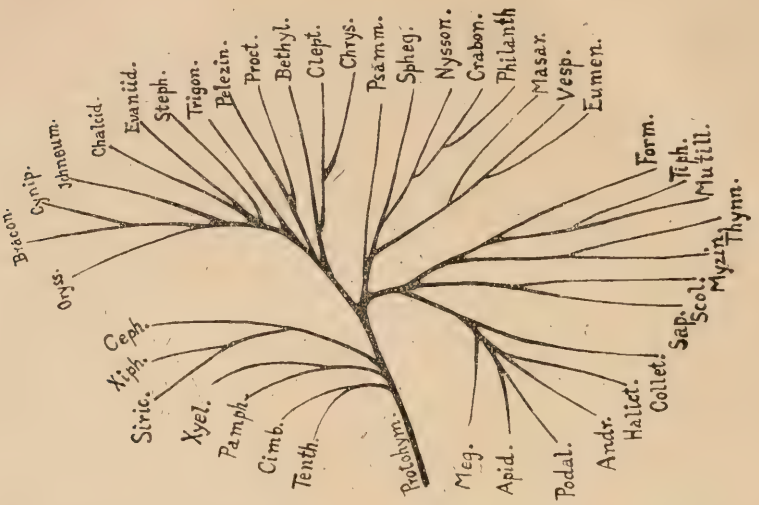
Von **Carl Börner.**

Vorl. Mitteilung aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft.

(Mit 6 Textabbildungen und einem Verwandtschaftsschema.)

Von meinem Freunde Herrn J. D. Alfken, unserem bestbekannten Bremer Bienenforscher, zu einer vergleichend-morphologischen Studie über die Mundwerkzeuge der Bienen angeregt und von ihm in reichem Maße mit wertvollem Untersuchungsmaterial unterstützt, begann ich im Herbst vorvergangenen Jahres eine eingehende Bearbeitung der Unterkiefer und der Unterlippe der Bienen. Ich hoffte auf diesem Wege zunächst zu neuen Einblicken in die Phylogenie der Bienen zu gelangen, erkannte aber bald, daß dieser bisher nur unzureichend behandelte Teil der Anatomie der Hymenopteren für deren Phylogenese ganz allgemein ausschlaggebende Bedeutung gewinnen mußte, sobald er wenigstens in großen Zügen klargestellt sein würde. Nach und nach dehnte ich meine Untersuchungen über sämtliche Stechimmenfamilien, schließlich auch über die Schmarotzerimmen und die Blatt- und Holzwespen aus, nach-

dem mir die Herren Prof. Dr. Schmiedeknecht-Blankenburg i. Th. und Dr. Enslin-Fürth i. B., späterhin auch noch Herr Dr. Bischoff-Berlin in liebenswürdigster Weise zum Teil recht wertvolles Material zur Verfügung gestellt hatten. Ihnen wie auch Herrn Alfken spreche ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank für ihre Hilfe aus, ohne die ich nicht in der Lage gewesen wäre, meine Arbeit in so kurzer Zeit zum vorläufigen Abschluß zu bringen.



Verwandtschaftsschema der Hautflüglerfamilien.

Wegen der Möglichkeit anderer Auffassung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Grabwespen (Psamm. — Philanth.) und Ameisenartigen (Sap.-Form.) vergl. S. 161. Statt Podal. lies Nomadiden.

Das Ziel meiner Untersuchungen war von einer Phylogenese der Bienen zur Hymenopterenphylogenese erweitert worden, und dies erforderte die Berücksichtigung möglichst aller stammesgeschichtlich verwertbaren Familienunterschiede der äußeren Morphologie. Sie sind in der weiter hinten mitgeteilten Familienübersicht zusammengestellt worden, zu deren besserem Verständnis ich unter Hinweis auf das beigefügte Verwandtschaftsschema einige einleitende Worte voranschicke.

1. *Symphyta* und *Apocrita*.

Wir sehen zunächst die Gerstaecker'schen[1]) Unterordnungen der *Symphyta* und *Apocrita* beibehalten. Indessen ist das zur Namengebung verwertete Merkmal der Verbindung von Brust und Hinterleib durch Unterschiede, die zwischen den Symphyten und

1) Gerstaecker: Über die Gattung *Oxybelus* Latr. und die bei Berlin vorkommenden Arten derselben. Arch. f. Naturgesch., Halle, Bd. 30, 1867.

Apocriten im Bau des Labiums und des Putzkammes der Vorderbeine ausgeprägt sind, abgelöst worden. *Oryssus*, der bis jetzt als Holzwespe aufgefaßt worden ist, ist danach eine echte Schlupfwespe und hat mit den Holzwespen nur den Mangel der Tailleneinschnürung zwischen dem 1. und 2. Hinterleibsringe gemein. Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Dr. Enslin hat Rohwer[2]) es auch schon biologisch wahrscheinlich gemacht, daß *Oryssus* der Schmarotzer holzbewohnender Käferlarven und nicht selbst ein Holzbohrer ist. Und wie *Oryssus* durch Mangel der Taille von allen „Apocriten" abweicht, sind auf der anderen Seite manche „Symphyten" durch eine mehr oder minder innige Verschmelzung des 1. Hinterleibstergits mit der Hinterbrust ausgezeichnet (z. B. *Cimbex*, *Cephus* u. a.), womit schon hier die zur Ausbildung der „Taille" notwendige Vorstufe erreicht erscheint, ohne daß allerdings die Tailleneinschnürung selbst vorhanden ist. Deswegen aber die Gerstaecker'schen Bezeichnungen der beiden Unterordnungen durch andere[2a]) zu ersetzen, schien mir nicht geraten zu sein.

Der Putzkamm der Vorderbeine ist allen Apocriten gemeinsam; an seiner Bildung ist eine Reihe besonderer Borsten an der Ferse und der dieser Borstenreihe als Daumen opponierbare, stets nur in der Einzahl vorhandene Schiensporn beteiligt. Die Kammborsten sind verschieden gestaltet, bald fein und lang, bald breit und niedrig, und zeigen bei verschiedenen Familien auch Unterschiede in der Anordnung. Bei den Symphyten treffen wir niemals den Putzkamm der Apocriten in seiner typischen Gestaltung an: die Mehrzahl der Symphyten ist aber im Besitz einer einfachen (oder doppelten) Reihe eigenartiger bandförmiger oder am Ende spatelförmig verbreiterter Borsten an Schiene und Ferse der Vorderbeine, die wir als Vorläufer der Kammborsten der Apocriten auffassen dürfen. Wir brauchen nur anzunehmen, daß bei diesen allein die Band- oder Spatelborsten der Ferse erhalten geblieben und ihrem neuen Zweck in vollkommenerer Weise angepaßt worden sind: das Bild, das sie beispielsweise bei den Cephiden oder Xyeliden gewähren, erinnert schon lebhaft an die bei manchen Schlupf- oder Gallwespen zu beobachtenden Verhältnisse. Innerhalb der Symphyten erweisen sich die eigentlichen Tenthrediniden durch den völligen Mangel dieser Band- oder Spatelborsten an den Vorderbeinen in dieser Hinsicht als ursprünglichste Vertreter.

2) Rohwer: In: Proc. U. S. Nat. Mus. 43. 1912. p. 142.

2a) Latreille stellt in seinen „Familles naturelles du règne animal, Paris 1825" für die späteren *Symphyta* Gerstaecker's den Begriff der ***Securifera*** auf, dem die heutigen *Parasitica* als ***Pupivora*** gegenüberstehen. Diese Namen sind indessen heute nicht gebräuchlich.

3) Latreille: Histoire naturelle générale et particulière des Crustacés et des Insectes. 14 vol. Paris 1802—5. — Genera Crustaceorum et Insectorum. 4 vol. Paris u. Straßburg 1806—9.

Die Symphyten nach Latreille's[3]) und Hartig's[4]) Vorgange mit den Schlupf- und Gallwespen als *Terebrantia* oder *Ditrocha* zu vereinigen und diesen die Aculeaten gegenüberzustellen, ließ sich wegen der angeführten Merkmale der Imagines sowohl wie wegen der Organisation der Larven nicht rechtfertigen.

2. Die Familien der *Symphyta*.

Die Symphyten wurden bisher entweder in Blatt- und Holzwespen eingeteilt, oder man vereinigte die Pamphiliden (Lydiden) mit den Cephiden und räumte ihnen gemeinsam eine Sonderstellung neben den Tenthrediniden und Siriciden ein. Es ist nun bemerkenswert, daß die noch von Enslin[5]) abgelehnte Vereinigung oder Annäherung der Pamphiliden an die Cephiden, die Konow[6]) verfochten hat, in der feineren Struktur der Unterkieferaußenlade eine wichtige Stütze erhält. Die Lagerung der Sinnespapillen oder Grubenkegel an der Außenlade des Unterkiefers ist nämlich deshalb von Bedeutung, weil sie bei meinen *Pamphiliina* und *Cephina* übereinstimmt mit der bei allen Apocriten zu beobachtenden, ihre abweichende Lagerung bei den Tenthrediniden und Cimbiciden also um so auffälliger ist. Und wenn wir in der Ahnenreihe der Hymenopteren zu altertümlicheren Insekten, zu Blattiden oder Phasmiden, herabsteigen, so erweisen sich die beiden letztgenannten Blattwespenfamilien darin von der hypothetischen Ahnenform, welche die orthopteroiden Verhältnisse des Maxillenbaues kaum verändert übernommen hatte, ebenso sehr abgewichen wie im Bau ihrer mit abdominalen Stummelfüßen versehenen Larven. Deshalb habe ich sie als Sektion der Etropoden den übrigen, als Anetropoden zusammengefaßten Symphyten gegenübergestellt, indem ich durch Schaffung von überfamiliären Begriffen zugleich die höhere Wertigkeit der gekennzeichneten Merkmale andeuten wollte. Nach Sonderstellung der Etropoden kommen als relativ altertümlichste Blattwespen nunmehr nur noch die Pamphilinen[6a]) in Betracht, da ihre Larven unter allen Hymenopterenlarven die ursprünglichste Bauart bewahrt haben, ja unter allen Holometabolenlarven trotz mancher Sonderanpassungen cum grano salis als altertümlichste gelten können. Wollen wir uns aber ein Bild von der hypothetischen

4) Hartig: Die Aderflügler Deutschlands. Die Familien der Blatt- und Holzwespen. Berlin 1837.

5) Enslin: Die Blatt- und Holzwespen. In: Die Insekten Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands von Schröder. Band 3. 1914.

6) Konow: Systematische Zusammenstellung der bisher bekannt gewordenen *Chalastogastra*. In: Zeitschr. f. Hym. u. Dipt. 1901—8.

6a) Die Familie der Pamphiliden selbst schaltet indessen wegen des Baues der Kopfkapsel aus, der sie zu den übrigen Symphyten in denselben Gegensatz bringt, wie z. B. die Scolien und Mutillen zu Sapygen und Ameisen.

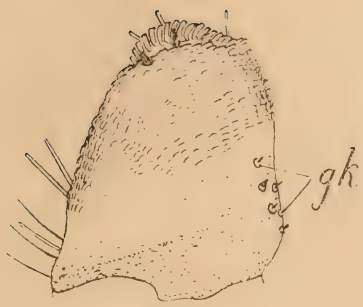


Abb. 1.

Abb. 2.

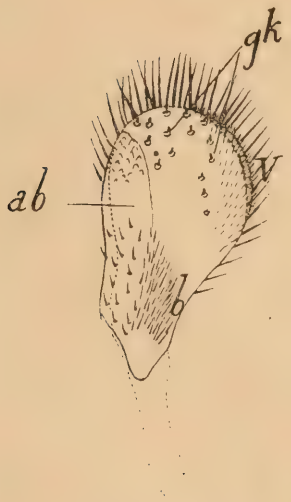


Abb. 3.

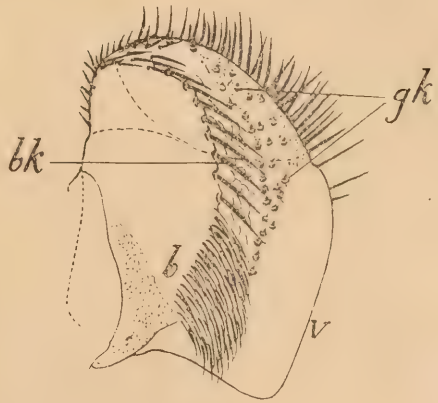


Abb. 4.

1. Unterkieferaußenlade von *Croesus* (Tenthredinide). Vorderansicht. Lage der Grubenkugel (*gk*) abweichend von den Anetropoden und Apocriten (Fig. 2—5).
2. Dasselbe von *Cephus*, Hinteransicht. Das hintere Blatt oder Velulum (*ab*) ist reich beborstet, ein eigentliches Velum ist nicht differenziert.
3. Dasselbe von *Gasteruption* (Evaniide). Das Velulum ist in der Grundhälfte zerstreut kurzborstig und medianwärts durch eine bärtige Fläche (*b*) begrenzt, die auch bei den meisten Aculeaten wiederkehrt (Fig. 4 u. 5); der Borstenkamm der Aculeaten fehlt. Ein zart bewimpertes Velum (*v*) ist vorhanden.
4. Dasselbe von *Pemphredon* (Sphegide). Das Velulum ist auf der Fläche nicht beborstet, trägt aber den charakteristischen Borstenkamm (*bk*) und grundwärts die bärtige Fläche *b*. Das Velum (*v*) ist glattrandig. Die beiden gestrichelten Linien deuten die vorderseitige Querteilung der Außenlade an.

Ahnenform der Symphyten und damit aller Hymenopteren entwerfen, so müssen wir die imaginalen Merkmale der Tenthrediniden (Fehlen der Bandborsten der Vorderschiene und -ferse, Fehlen mittelständiger Schiensporne) vereinen mit den oben erwähnten altertümlichen Merkmalen der Pamphilinen-Imagines (Bau des Unterkiefers), womit wir die rezenten Blattwespen als Ahnenformen des ganzen Stammes ausgeschaltet haben.

Durch Vereinigung der Cephiden mit den Siriciden zur Untergruppe der *Cephina* ist der Begriff der alten Urocoriden oder Holzwespen wieder zur Geltung gebracht. Außer den längst bekannten übereinstimmenden Merkmalen dieser Gruppe ist der Besitz des von Demoll[7]) bei *Sirex* entdeckten grubenförmigen Riechorgans im Endglied der imaginalen Lippentaster hervorzuheben, dessen Phylogenese die von Demoll gegebene Deutung als Stiboreflexor allerdings kaum bestätigen dürfte. Die Cephiden (und Xiphydriiden) sind im Bau der Mundteile recht altertümlich und zeigen wichtige Anklänge an die bei den Apocriten obwaltenden Verhältnisse sowohl in der Struktur der Unterkieferaußenlade wie in der Beborstung des Paraglossensockels. Die Unterkieferaußenlade läßt bei den Cephiden (Abb. 2) schon die für alle Apocriten charakteristische Gliederung der Hinterfläche in einen lateralen (ab) und einen medianen (gk) Abschnitt erkennen. Die seitliche Begrenzung des letzteren durch einen verbreiterten Randsaum in Form des Velums der apocriten Hymenopteren ist allerdings noch kaum angedeutet, aber bemerkenswert ist die Beborstung des lateralen Abschnittes, aus der wir den Borstenkamm der Aculeaten ableiten können, wenn wir uns von den über diesen (etwa als „hinteres Innenblatt“ [7a]) zu bezeichnenden) Abschnitt verteilten Borsten nur die randständigen erhalten denken. In dieser Hinsicht bietet die Hinterseite der Unterkieferaußenlade gewisser tropischer Pompiliden, deren „hinteres Blatt“ außer dem randständigen Borstenkamm auch flächenständige Borsten trägt, besonderes Interesse. Die Übereinstimmung mit der Aculeaten-Unterkieferaußenlade wird bei manchen Cephiden (z. B. *Janus*) noch dadurch erhöht, daß das hintere Innenblatt grundwärts weichhäutig wird und starke Wimperung zeigt und die Vorderseite der Außenlade durch eine Querfurche in zwei Teile gegliedert erscheint. Inwieweit *Xiphydria* im Bau des Unterkiefers von den Cephiden ab-

7) Demoll: Die Mundteile der Wespen, Tenthrediniden und Urocoriden, sowie über einen Stiboreceptor der Urocoriden. Z. wiss. Zool. Band 92. 1909.

7a) Weiter hinten (siehe Übersicht über die Sphegiden) wird hiefür der kürzere Terminus „Velulum“ eingeführt. Das „Velum“ bildet, wenn man sich den Kieferfuß quer zur Körperlängsachse gestellt denkt (also nach Art eines Laufbeines), die Vorderkante der Kieferfußaußenlade, das „Velulum“ ihre Hinterkante. Letzteres ist bisweilen in einen auf der Innenseite der Außenlade frei herabhängenden Lappen erweitert (vgl. z. B. die Sphegini).

weicht, lasse ich hier unberücksichtigt, bemerke nur, daß auch hier die als Vorläufer des Borstenkammes aufgefaßten Borsten des hinteren Blattes der Außenlade vorhanden sind. — Die für viele apocrite Hymenopteren charakteristische bürstenartige Beborstung des Paraglossensockels zeichnet in gleicher Weise *Xiphydria* und die Cephiden vor den Pamphilinen und Etropoden aus. — Die Siriciden aber verdanken ihre eigenartige Mundbildung einer hochgradigen Rudimentation der Unterkiefer und der Unterlippe, die der mächtig vergrößerten terminalen Riechgrube des Unterlippentasters zugute gekommen ist; ursprüngliche Verhältnisse vermag ich im Bau der Siricidenmundteile im Sinne Demoll's nicht zu erkennen. Ob übrigens diese Rudimentation in Korrelation zu der schon bei *Xiphydria* erreichten Verschließung der Afteröffnung steht, sei hiermit zur Diskussion gestellt.

Xiphydria (und seine nächsten Verwandten) als Familie sowohl von den Cephiden wie von den Siriciden zu trennen, erscheint mir auf Grund der in den vorstehenden Diagnosen mitgeteilten Merkmale unerläßlich. Ebenso weichen m. E. die Xyeliden so sehr von den eigentlichen Pamphiliiden ab, daß für sie der Rang einer Familie gerechtfertigt erscheint. *Blasticotoma* hatte ich leider keine Gelegenheit zu untersuchen, seine Zugehörigkeit zu den Pamphiliiden i. e. S. bleibt nachzuprüfen. Die Cimbiciden habe ich von den Tenthrediniden s. str. als Familie abgezweigt, da sie diesen gegenüber nicht nur durch die Form der Fühler und der Sohlenbläschen wohlcharakterisiert sind, sondern durch den Besitz der Bandborsten an Schiene und Ferse der Vorderbeine zu den Anetropoden überleiten. Unter den Tenthrediniden endlich sind die Lophyrinen enger mit den Tenthredininen als mit den Arginen verwandt und deshalb nur als Tribus bewertet. Die von Enslin[5]) aufgeführten Tribus seiner *Tenthredininae* wären demnach als Subtriben meinen *Tenthredinini* einzugliedern.

3. *Aculeata* und *Parasitica*.

Die Hauptvertreter der *Aculeata* und *Parasitica* hatte schon Latreille[3]), der den ersten der beiden Namen schuf, zutreffend geschieden, die *Parasitica* aber als Unterabteilung seiner Legimmen oder *Terebrantia* aufgefaßt. Ihm folgte Hartig[4]), nur ersetzte er die guten Bezeichnungen Latreille's durch die sachlich unzutreffenden Namen *Mono-* und *Ditrocha*, in der Annahme, daß nur die Legimmen durch sogenannte zweigliedrige Schenkelringe oder besser gesagt durch den Besitz eines Schenkelgrundringes ausgezeichnet seien. Hartig's Irrtum ist dann von den meisten Hymenopterologen unbeanstandet übernommen worden, woran selbst Gerstaecker[8]) nichts zu ändern vermocht hat, der 1867 das Vorhanden-

8) Gerstaecker: Archiv f. Naturgesch., Berlin, Jahrg. 33, 2. Band, S. 307,

sein des Schenkelgrundringes bei vielen Wespen nachwies. Heute sollte eine Gegenüberstellung der Hymenopterenfamilien nach Vorhandensein oder Fehlen des Schenkelgrundringes nur mit Vorsicht geübt werden, hiernach aber größere Immengruppen zu unterscheiden, ist unzulässig. Stech- und Legimmen anders als durch den Genitalapparat der Weibchen zu unterscheiden, ist seither nicht gelungen und dies mag der Grund gewesen sein, weshalb über die Zugehörigkeit einiger Wespenfamilien zur einen oder andern Gruppe noch keine Einigkeit erzielt worden ist. Chrysididen, Bethyliden, Trigonaliden, Pelecyniden und Proctotrupiden sind bald als Stech-, bald als Legimmen aufgefaßt worden.

Die Legimmen gebrauchen ihren Stachelapparat bekanntlich als Legeröhre: das Ei wandert bei ihnen durch diese in den Pflanzen- oder Tierkörper eingeführte Legeröhre hindurch und gelangt so ins Innere der Wirtspflanze oder des Wirtstieres.

Bei den Stechimmen wird aber das Ei ohne Zuhilfenahme des Stachels und frei abgelegt, und der Stachel, seiner ursprünglichen Funktion als Legeröhre verlustig gegangen, wurde zum Wehrstachel vervollkommnet. Wenn es nun statthaft ist, aus der Entwicklungsweise der Immen auf die Art der Eiablage der Muttertiere zu schließen, so sind die genannten vier umstrittenen Immengruppen sämtlich den Legimmen oder Parasiten zuzuzählen. Denn sie sind echte Schmarotzer mit ekto- oder entoparasitischen Larvenformen und bauen für ihre Brut weder selbst Nester, noch benutzen sie die Nester anderer Immen nach Art der Kuckucksimmen. Und wenn wir uns dieser Deutung anschließen, gewinnt die Gruppe der Stechimmen einen einheitlich geschlossenen Charakter nicht nur in der Bauart des Anogenitalapparates der Weibchen und der Mundwerkzeuge, sondern auch in biologischer Hinsicht.

Der Stachelapparat bleibt das wichtigste Erkennungszeichen der Stechimmenweibchen und ihre stammesgeschichtlich jüngste Gruppeneigentümlichkeit. Er ist so gebaut, daß er ebensowohl von einem Phytophagenstachel wie von einem kurzen Schlupfwespenstachel abgeleitet werden kann, während sich die langen, besonderen Lebenszwecken angepaßten Legstachel gewisser Blatt-, Holz- und Schlupfwespen von der Urform des Immenstachels mehr entfernt zu haben scheinen. Ob die Giftdrüse des Aculeatenstachels aus gewissen Drüsenorganen des Legimmenstachels entstanden ist, die teilweise wohl (zumal bei Pflanzengewebe durchbohrenden Legimmen) eine den Stich erleichternde gewebsauflösende Funktion haben könnten, läßt sich auf dem Wege vergleichender Forschung vielleicht ermitteln. Merkwürdigerweise haben die letzten Hinterleibsringe der Stechimmenweibchen (nämlich das 8. und 9. — ein zehntes gibt es bei den Imagines auch der altertümlichsten Hautflüglerweibchen nicht, wenn man in Anbetracht der Lage der *Cerci* nicht

das 9. als aus dem 9. und 10. larvalen Hinterleibsring verwachsen annehmen will —) eine ähnlich weitgehende Umformung erfahren, wie bei manchen kurzstacheligen Schmarotzerimmen (Proctotrupiden, Peleziniden, Bethyliden). Da aber die letzteren nicht als altertümliche Formen in Frage kommen können, ist vielleicht die Annahme berechtigt, daß die angedeutete Übereinstimmung nur der Ausdruck konvergenter Entwicklung ist. Eine gewisse Stütze erhält diese Auffassung bei Berücksichtigung der Mundwerkzeuge. Denn diese deuten bei den darin altertümlicher organisierten Stechimmen unmittelbar auf phytophagenähnliche Ahnenformen hin, während wir bei den Schmarotzerimmen keine einzige derart primitiv verbliebene Form kennen. Als altertümlich fasse ich dabei den Besitz des Borstenkammes auf der Hinter- (bezw. Innen-)seite der Unterkieferaußenlade bei gleichzeitigem Vorhandensein wohlentwickelter Paraglossenanhänge auf. Letztere sind ein altererbtes orthopteroides Merkmal, die Vorstufe der Unterkieferaußenlade der Stechimmen aber hatten wir bereits bei Besprechung der bei den Phytophagen obwaltenden Verhältnisse (Abschnitt 2) kennen gelernt. Nun treffen wir allerdings auch bei gewissen Schmarotzerwespen eine derart gebaute Unterkieferaußenlade an (bei Bethyliden, Chrysididen und Stephaniden), bei diesen Formen sind aber die Paraglossenanhänge verkümmert. *Trigonalys* andererseits entbehrt als einzige Schlupfwespe mit primitivem Paraglossenanhang des Borstenkammes des Unterkiefers. Wir müßten also auf eine hypothetische Ausgangsform zurückgreifen, wenn wir die Mundteile der Stechimmen von denen der Schmarotzerimmen ableiten wollten: diese Ausgangsform wäre aber im Bau der Mundteile schon durchaus stechimmenartig und vermittelte ihrerseits den Anschluß an die Phytophagen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse, wenn wir die von den Systematikern gern benutzte Flügelbildung zu Rate ziehen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Phytophagen das ursprünglichste Geäder sowohl der Vorderflügel, wie namentlich auch der Hinterflügel aufzuweisen haben. Und wenn auch manche Schlupfwespen (z. B. die Ichneumoniden) in der Gliederung des Adernetzes beider Flügelpaare noch erfolgreich mit den Stechimmen wetteifern, so haben sie doch gerade am Hinterflügel dieselbe weitgehende Rückbildung des Analfeldes erfahren, die die Mehrzahl der Schlupfwespen von der zu fordernden Ausgangsform des Immenhinterflügels am weitesten entfernt erscheinen läßt. Das Analfeld des Phytophagen-Hinterflügels ist ziemlich breit und erinnert darin an das altertümliche Verhalten niederer Fluginsekten: die bei fast allen Stechimmen festzustellende lappenartige Begrenzung des Analfeldes ist bei ihnen aber noch nicht in Erscheinung getreten. Merkwürdigerweise besitzen nun einige Schlupfwespenfamilien (Bethy-

liden und Chrysididen) Hinterflügel mit abgeschnürtem Anal- oder Basallappen, so daß man versucht sein könnte anzunehmen, daß die Verkümmerung des Analfeldes der Hinterflügel der übrigen Schmarotzerimmen auf dem Umwege über den gelappten Hinterflügel stattgefunden habe, wie ein Gleiches auch für die Entstehung der ungelappten Hinterflügel einiger Stechimmen (Mutilla und Ameisen) der Fall sein könnte. Die hypothetische Ausgangsform der Schmarotzerimmen hätte also wiederum eine weitgehende Übereinstimmung mit den Stechimmen aufzuweisen, welche die Ableitung der letzteren von rezenten Schlupfwespen ausschließt.

Die Frage der Verwandtschaft und des relativen Alters der beiden Sektionen der Stech- und der Schmarotzerimmen, an deren Trennung wir festhalten, werden wir demnach am besten dahin beantworten, daß Vertreter beider Gruppen Anklänge an die symphyten Hymenopteren bewahrt haben und es wohl möglich ist, die heutigen Stech- und Legimmen über eine gemeinsame hypothetische Ahnenform auf blatt- oder holzwespenähnliche Urimmen zurückzuführen, daß aber die rezenten Stech- und Legimmen nicht voneinander abgeleitet werden können. Ich erwähne dies hier, weil Handlirsch[9]) den Gedanken ausgesprochen hat, daß die Stechimmen Abkömmlinge von Schmarotzerimmen sein könnten. Aber die Tatsache, daß der Bau des Hinterleibes bei vielen Schmarotzerimmen recht ursprünglich geblieben und unschwer aus den bei den Symphyten obwaltenden Verhältnissen zu erklären ist, hilft nicht die mitgeteilten Schwierigkeiten überwinden, die einer Ableitung der ursprünglicheren Stechimmenformen aus Schmarotzerimmen entgegenstehen. Im gleichen Sinne ist auch die nicht parasitäre Entwicklungsweise der Stechimmen sehr wohl aus der phytophagen Lebensweise der Symphyten und ihrer Ahnen, nicht aber aus dem Parasitismus der Schmarotzerimmen herzuleiten. Aber mögen Stech- und Schmarotzerimmen auch frühzeitig getrennte Entwicklungsrichtungen eingeschlagen haben, gemeinsam bleiben ihnen die in der Diagnose der Unterordnung mitgeteilten Charaktere, die es kaum gerechtfertigt erscheinen lassen, für beide getrennte Entwicklungsherde in der Urzeit der Immen anzunehmen. Von untergeordneter Bedeutung ist die Frage, ob man in der Reihenfolge der Familien die Stech- oder die Schmarotzerimmen voranstellt.

4. Die Familien der *Parasitica*.

Die neueren Autoren trennen die Familien der Schmarotzerimmen nach dem Flügelgeäder, ziehen aber zwecks Einordnung flügelloser Formen auch andere Merkmale mehr oder weniger ein-

9) Handlirsch: Die fossilen Insekten. Leipzig 1905.

gehend zur Untersuchung heran. Ashmead[10]) geht sogar so weit, daß er nach Abzweigung der den Stechimmen eingeordneten Proctotrupiden (und Peleciniden) das große Heer der Schmarotzerimmen nach dem Besitz oder Fehlen des Vorderflügelstigmas in zwei Lager, die *Stenopili* und die *Megaspili*, einteilt. Zu ersteren rechnet er die Cynipiden, Chalcididen und Mymariden, zu letzteren die Evaniiden, Trigonaliden, Stephaniden, Braconiden, Ichneumoniden und Agriotypiden. Dieser Einteilung vermochte ich nicht Folge zu leisten. Die Schmarotzerwespen sind allerdings von so sehr verschiedenartiger Gestalt, daß wir, welches Merkmal wir auch in den Vordergrund stellen, immer wieder auf große Schwierigkeiten beim Versuch der Abgrenzung einigermaßen natürlicher Verwandtschaftsgruppen stoßen. Die bei den Phytophagen und bei den Stechimmen mit Erfolg verwerteten Mundwerkzeuge führen uns bei den Schlupfwespen kaum viel weiter als das Flügelgeäder; ebenso sind die Ausstattung der Fühler mit Riechorganen oder die Lagerung und Gestalt des Stachelschlitzes oder der Ausbildungsgrad der Analraife des Weibchens nur mit Vorsicht zur Aufstellung von Gruppen heranzuziehen.

Einigermaßen isoliert steht nur *Trigonalys*, den Schmiedeknecht[11]) sogar zu den Stechimmen, und zwar in die Nähe der Mutillen, stellen möchte, der aber biologisch nach Bischoff[12]) eine echte Schlupfwespe, und sogar eine solche zweiten Grades (z. B. bei Ophion und Tachinen) ist. *Trigonalys* ist die einzige Schlupfwespe mit wohlentwickelten Paraglossenanhängen, entbehrt aber des bereits mehrfach erwähnten Borstenkammes der Unterkieferaußenlade. Sie ist auch die einzige Schlupfwespe mit Sohlenbläschen, die bei den Phytophagen und den Stechimmen weit verbreitet sind. Der Stachelapparat des Weibchens ist auffallend klein, aber kaum hoch spezialisiert, wofür auch das Erhaltensein der *Cerci* spricht. Der Errichtung einer besonderen Schlupfwespengruppe für diese Gattung stehen also kaum Bedenken entgegen, und wir dürfen sie mit einigem Recht als ziemlich altertümlich auffassen, womit auch das reichverzweigte Adernetz der Flügel und die Form der grundwärtigen Beinglieder in Einklang stehen. Deshalb findet sich *Trigonalys* in dem hier entwickelten System den sogen. metaglossaten Schlupfwespen als archiglossate Form gegenübergestellt.

Unter den metaglossaten Schlupfwespen, die eines wohlentwickelten Paraglossenanhanges stets entbehren, haben wir nun

10) Ashmead: The Phylogeny of the Hymenoptera. Proceed. Ent. Society of Washington. Vol. III. Nr. 5. 1896.

11) Schmiedeknecht: Die Hymenopteren Mitteleuropas nach ihren Gattungen und zum großen Teil auch nach ihren Arten analytisch bearbeitet. Jena 1907.

12) Neue Beiträge zur Lebensweise der Trigonaliden. Berl. Ent. Zeitschrift 1908.

mehrere Formen, deren Unterkieferaußenlade im Besitz des Borstenkammes ursprünglichere Verhältnisse bewahrt haben als *Trigonalys*. Dies sind auf der einen Seite die Bethyliden und Chrysididen, auf der anderen die Stephaniden. Letztere zeigen so weitgehende Übereinstimmung mit den Evaniiden, insbesondere auch in der Gliederzahl der Kiefer- und Lippentaster, sowie in der Form der Unterkieferaußenlade, daß es irrtümlich erscheint, sie mit den Bethyliden und Chrysididen nur des Borstenkammes wegen zu vereinigen. Wir werden vielmehr der Ansicht zuneigen, daß dieser Borstenkamm der Unterkieferaußenlade wohl ein altererbtes Merkmal aus der Zeit der ältesten Apocriten vorstellt, aber bei fortschreitender Eigenentwicklung mancher Zweige und Zweiglein des Apocritenbaumes — wie wir es bei Besprechung der Bienenphylogenese abermals dargelegt finden werden — nicht immer erhalten geblieben ist. So würde es sich auch erklären lassen, warum Bethyliden und Chrysididen trotz dieses Borstenkammes in anderer Hinsicht eine hohe Stufe gestaltlicher Umformung erreichen konnten.

Überblicken wir nunmehr nochmals die gesamten metaglossaten Schlupfwespen, aber ohne Rücksicht auf den „Borstenkamm", so erkennen wir zwei große Lager, die sich durch den Stachelapparat sowohl wie durch die Ausstattung der Fühler mit Riechorganen unterscheiden. Im einen Lager (Superfamilie Ichneumonina) stehen die Stephaniden, Evaniiden, Chalcididen, Oryssiden, Braconiden, Cynipiden und Ichneumoniden, im andern (Superfamilie Proctotrupina) die Proctotrupiden, Peleziniden, Bethyliden und Chrysididen. Jene besitzen im weiblichen Geschlecht in der Regel Analreife, diese meines Wissens nie: bei jenen entspringt — um mit Ashmead[10]) zu reden — der Stachel vor, bei diesen aus der Hinterleibsspitze; bei jenen sind fast immer sogen. streifenförmige Rhinarien vorhanden, die diesen fehlen. Bei dieser Familienordnung nehmen aber die Stephaniden wieder eine gewisse Ausnahmestellung insofern ein, als ihre Rhinarien nicht streifen-, sondern eiförmig sind wie bei den Peleziniden und gewissen Bethyliden. Wir können unsere Einteilung aber rechtfertigen, wenn wir annehmen, daß die in mehrfacher Hinsicht (Mundteile, Hinterleibsgliederung, Flügeladerung) altertümlichen Stephaniden hinsichtlich ihrer Rhinarien auf früherer Entwicklungsstufe stehen geblieben sind: denn die eiförmigen Rhinarien sind sehr wahrscheinlich als Vorstufe für die streifenförmigen Rhinarien anzusehen und ihrerseits mit den sogen. glockenförmigen oder mit den plattenförmigen Organen anderer Hautflügler in genetische Beziehung zu bringen.

Die Schlupfwespen mit streifenförmigen Rhinarien kann man nun nach dem feineren Bau der Rhinarien abermals in zwei Gruppen (Ichneumonina a und b) zerlegen. Die Chitinhaut zeigt im Bereich des Rhinariums einen schmalen, durch einen Porus mit

der Hypodermis in Verbindung stehenden, nach außen durch eine zarte, bisweilen über das angrenzende Chitin leistenartig hervorragende Membran abgeschlossenen Hohlraum, der im Leben mit Teilen der zugehörigen Zellelemente ausgefüllt sein dürfte. Unter den Blattwespen finden wir bei den Xyeliden am 3. Fühlergliede ähnliche Rhinarien, bei *Xyela* in der für Braconiden und Ichneumoniden typischen Ausbildung, bei *Pteronidea* in Gestalt glockenförmiger Rhinarien von kreisrundlichem Umriß. Bei den Stechimmen sind die streifenförmigen Rhinarien auf die Faltenwespen und (in weniger charakteristischer Ausbildung) verwandte Gruppen (Pompiliden) beschränkt.

Der Porus der streifenförmigen Rhinarien liegt nun entweder zentral oder proximal, d. h. an dem der Fühlerwurzel zugekehrten Ende. Bei *Oryssus* ist der Porus fast von der Länge des Rhinariums und schmal, nicht einseitig verlagert. Bei den Faltenwespen ist er ähnlich wie bei *Oryssus* von der Länge des Rhinariums, aber rundlich, nicht schmal. Bei den Ichneumoniden (einschließlich der Agriotypiden), Braconiden und Cynipiden ist er mittelständig und klein im Vergleich zur Länge des Rhinariums. Bei Chalcidiern, Evaniiden und Stephaniden liegt der Porus proximal und ist bald kreisrundlich, bald mehr langgestreckt; bei den Stephaniden ist der äußere Umriß des Rhinariums überdies oval und nicht strichförmig. In den erstgenannten Fällen ist das Rhinarium also symmetrisch oder gleichseitig, in den letztgenannten asymmetrisch oder schief entwickelt.

Der nach Abtrennung der Trigonaliden und der mit streifenförmigen Rhinarien ausgestatteten Familien verbleibende Rest der Schlupfwespen (Superfamilie Proctotrupina) umfaßt die Peleziniden, Proctotrupiden, Bethyliden und Chrysididen. Peleziniden und Proctotrupiden einerseits, und andererseits die Bethyliden und Chrysididen finden sich in der neuzeitlichen Systematik bereits paarweise genähert, ob sie aber untereinander wirklich stammverwandt sind, blieb ungewiß, obwohl die Bethyliden jahrzehntelang den eigentlichen Proctotrupiden eingeordnet waren. Da man als Hauptgrund zur Abtrennung der Bethyliden von den Proctotrupiden die Gestalt der Hinterflügel ins Feld führte, darin aber die Bethyliden mit den Stechimmen übereinstimmen, hielt man[10, 11]) die Verwandtschaft letzter beiden Formenkreise für möglich. Zu dieser Frage habe ich mich weiter vorn bereits geäußert und für meinen Teil an der engeren Zusammengehörigkeit aller vier in Frage stehenden Familien festgehalten, und zwar in erster Linie wegen der Bauart des weiblichen Anogenitalapparates sowohl wie im Hinblick auf ihre parasitäre Lebensweise. Am altertümlichsten erscheinen unter ihnen gewisse Bethyliden, an die sich auf der einen Seite die Cleptiden und Chrysididen, auf der anderen Seite die Proctotrupiden und

Peleziniden anschließen lassen. Altertümlich ist an diesen Bethyliden die sehr ursprüngliche Gliederung des Hinterleibes der Weibchen, die Gestalt des Unterkiefers und die Lappung der Hinterflügel, Merkmale, welche die Chrysididen nur wenig abgeändert beibehalten haben, während Proctotrupiden und Peleziniden nicht nur die Lappung der Hinterflügel, sondern auch den Borstenkamm der Unterkieferaußenlade verloren haben und die beiden letzten Hinterleibstergite (das 8. u. 9.) ihrer Weibchen in der Regel in eins verschmolzen sind. In der Auffassung der Cleptiden als einer Bethyliden und Chrysididen verbindenden Mittelgruppe stimme ich Schmiedeknecht[11]) und Bischoff[12a]) bei und rechne zu den Cleptiden nach Ashmead's[12b]) und Bischoff's Vorschlag auch *Amisega* und *Pseudopyris*. Die Gruppeneinteilung der eigentlichen Chrysididen habe ich aber nach anderen Merkmalen, als sie im System Bischoff's gegeben sind, vorgenommen.

5. *Haplocnemata* und *Diplocnemata*.

Die Stechimmen, deren Umfang im 3. Abschnitt bestimmt worden ist, teilt der deutsche Sprachgebrauch seit altersher in Ameisen, Wespen und Bienen ein. Aber hiermit waren keine gleichwertigen systematischen Begriffe geschaffen, diese vielgestaltige Gesellschaft widerstrebte vielmehr hartnäckig einer Gliederung in natürliche Familiengruppen, so leicht es auch war, ihrer einzelne gut umgrenzt von den übrigen abzusondern.

Fragen wir hierfür nach einem Grunde, so liegt er meines Erachtens in einer übermäßigen Bewertung der Form des Vorderbrustrückens, dessen Seiten bei den einen Stechimmen die Flügelschuppen berühren, bei anderen nicht. Nach diesem Merkmal teilte Ashmead[9]) die Aculeaten in seine Gruppen I *a und I *aa ein, deren erste die Bienen und Grabwespen (Sphegiden s. l.), deren zweite den Rest der Stechimmen (einschließlich der Proctotrupiden und Peleziniden) umfaßte. So wurden Bienen und Grabwespen in ein engeres verwandtschaftliches, stammesgeschichtliches Verhältnis gebracht, über das alle neueren Spekulationen über die Herkunft der Bienen zu berichten wußten, das aber nichtsdestoweniger jeglicher wissenschaftlichen Begründung ermangelte.

Es ist nicht schwer, für diese Behauptung Beispiele zu geben. Die Psammochariden (Pompiliden) sollen nach Ansicht der Autoren näher mit den Sapygiden, Scoliiden und Mutillen verwandt sein als mit den Sphegiden (s. l.), weil bei jenen die Seitenecken des

12a) Die Chrysididen des Königlichen Zoologischen Museums zu Berlin. Mitt. Zool. Mus. Berlin, IV. Band, 1910.

12b) Classification of the fossorial, predaceous and parasitic wasps, or the superfamily Vespoidea. Paper Nr. 8. Can. Entomol. Vol. 34, Nr. 9, 1902.

Pronotums die Flügelschuppen berühren, bei den Sphegiden nicht. Aber man hatte übersehen, daß Psammochariden und Sphegiden im Besitz der Hinterbeinputzbürste sind und die Sohlenbläschen der ersteren auch bei vielen Sphegiden vorhanden sind. Umgekehrt zweifelte niemand an der engeren Blutsverwandtschaft aller Goldwespen, obwohl die einen Gattungen derselben in der Schulterbildung mit den Psammochariden oder Scoliiden übereinstimmen, bei anderen die Flügelschuppen von den Seitenecken des Pronotums weit getrennt sind. Nach Kohl[13]) ist aber auch bei den Sphegiden die seitliche Ausdehnung des Vorderrückens wechselnd, und er erwähnt dies bereits im ersten Gegensatz seiner großen Bestimmungstabellen. Ähnlich verhalten sich die Bienen, die allerdings mit den Grabwespen gemein haben, daß die Schulterbeulen, wenn überhaupt, dann von unten her und nicht von vorn an die Flügelschuppen herantreten. Wir werden diesem Merkmal folglich keine entscheidende Bedeutung mehr beimessen, ohne es etwa bei der Familiendiagnose zu vergessen.

Die hier durchgeführte neue Einteilung der Stechimmen in *Haplo-* und *Diplocnemata* beruht auf dem Fehlen oder Vorhandensein einer Hinterbein-Putzbürste (Abb. 5), die ein Analogon zum Vorderbein-Putzkamm vorstellt. Das Vorhandensein dieser Bürste ist unschwer an der zunehmenden Länge der Borsten am Fersengrunde zu erkennen, während die Borsten dort, wo die Putzbürste fehlt, wie ebenso an den Mittelfersen, in der Regel deutlich an Größe abnehmen. Die Anordnung der Bürstenborsten ist in der Diagnose der Diplocnematen eingehend geschildert worden. Wenn bei manchen Vertretern der Haplocnematen die Sohle der Ferse in ganzer Länge mehr oder weniger dicht behaart ist, so ist die Anordnung der Borsten und ihr Größenverhältnis am Hinterfersengrunde doch stets von jener der Diplocnematen abweichend. Bienen, Ameisen und die mit den Scoliiden verwandten Immen sind nicht[13a]) im Besitze der Putzbürste, und es ist nicht anzunehmen, daß sie ihrer wieder verlustig gegangen sein würden, wenn sie sie je besessen hätten. Damit ist aber auch die Grabwespenabstammung der Bienen widerlegt, während andererseits die Faltenwespen und die Psammochariden den Anschluß an die Grabwespen wiedergewonnen haben.

13) Kohl: Die Gattungen der Sphegiden. Annal. d. K. K. naturhist. Hofmuseums. Band XI, Nr.3—4. 1897. — Siehe auch: Die Gattungen und Arten der Larriden. Verh. zool. bot. Ges. Wien 1884, p. 175.

13a) Scholz, der in seinen „Bienen und Wespen, ihre Lebensgewohnheiten und Bauten" (bei Quelle & Meyer, Leipzig 1913, S. 50) auf die Hinterbeinputzbürste hinweist, nimmt irrtümlicherweise an, daß sie nur den Bienen fehle, aber bei den Grabwespen im weiteren Sinne (also auch bei den Scolien) vorhanden sei.

Dies Ergebnis wird gestützt durch einen weiteren Unterschied zwischen Diplo- und Haplocnematen, der das Vorhandensein oder Fehlen einer Leiste feinster oder gröberer Bürstenbörstchen auf der Hinterseite (Innenseite) der Hinterschiene betrifft. Diese Bürstenleiste, die sich am Schienenende verbreitert und sich ein kleines Stück auf die Ferse (1. Fußglied) fortsetzt, kommt allen Vertretern der Diplocnematen zu. Leicht zu erkennen ist sie u. a. bei Astatus, den Sphegiden, Bembeciden, Pompilus und

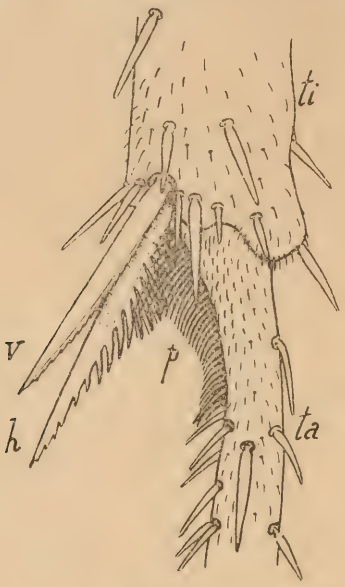


Abb. 5.

5. Hinterbein-Putzbürste von *Psammophila* (Sphegide), Vorderansicht. v = vorderer, h = hinterer Schiensporn, *ti* = Tibia, *ta* = Metatarsus, p = längste Borstenreihe der Putzbürste. Die distale Begrenzung der Putzbürste wie hier bei *Psammophila* ist selten; meist gehen die Bürstenborsten mehr weniger allmählich in die Sohlenborsten der Ferse über.

Vespa. In anderen Fällen tritt sie, namentlich im männlichen Geschlecht, kaum in Erscheinung, wenn die fraglichen Beinglieder ringsum pubesziert sind, und das Vorhandensein der Bürstenleiste wird dann nur aus einer abweichenden Richtung der Börstchen erschlossen. Bienen, Ameisen und die ameisenähnlichen Stechimmen besitzen meines Wissens keine solche Bürstenleiste an der Hinterschiene.

6. Die Familien der *Haplocnemata*.

Die Stechimmen dieses Verwandtschaftskreises erscheinen in zwei wesentlich verschiedenen Grundformen, die in der systematischen Übersicht als *Formicina* oder Ameisen und als *Apidina* oder Bienen bezeichnet worden sind.

a) *Formicina* oder Ameisen im weiteren Sinne.

Wie eingangs erwähnt, bilden die Ameisen eine wohlumgrenzte altbekannte Stechimmenfamilie. Mit der Erkenntnis ihrer Eigenart ist aber weder ihre mutmaßliche Herkunft, noch die Frage entschieden, ob ihnen der Wert einer Familie oder, wie Ashmead[9]) meint, einer Superfamilie zuzuerkennen ist. Nach den in der Diagnose der Formiciden genannten Merkmalen zu urteilen, ist ihre Organisation sehr einheitlich und wenig ursprünglich, aber mit derjenigen anderer Vertreter dieses Verwandtschaftskreises in engere Beziehung zu bringen. Dies gilt indessen nur im anatomischen Sinne; biologisch haben gerade die Ameisen die altertümlicheren Verhältnisse bewahrt, und wir sind, dies zu erklären, zu der Annahme genötigt, daß von den übrigen Formicinen nur die an ein Schmarotzerleben angepaßten Formen erhalten geblieben, die biologisch ursprünglicheren Glieder aber ausgestorben (oder noch nicht entdeckt) sind. Die nächsten Verwandten der Ameisen erblicken wir in den Mutilliden, denn beide sind durch verkümmerte Paraglossenanhänge ausgezeichnet. In anderer Hinsicht sind aber die Mutilliden noch recht vielgestaltig. Wir gelangen zu einer hypothetischen Ameisenahnenform, wenn wir beispielsweise die Hinterflügelform von *Mutilla* vereinen mit dem Unterkiefer einer *Myrmosa* und den Schienspornen einer *Methoca*, um nur die auffälligsten Charakterzüge zu erwähnen. Daß *Tiphia* den Mutilliden und nicht den Scoliiden unterzuordnen ist, versteht sich nach Einsichtnahme der hinten neu aufgestellten Diagnosen von selbst, ebenso die völlige Neugruppierung der bisher wesentlich anders umgrenzten Sapygen, Scolien, Myzinen und Thynniden. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß gegenüber den im Bau der Mundteile ausgeprägten tiefgreifenden Unterschieden die bisher verwerteten Merkmale der Stellung der Mittelhüften, der Form des 2. Hinterleibsringes, der Flügeladerung und Augenform entschieden zurücktreten, und dies um so mehr, als darin Männchen und Weibchen einiger Vertreter erheblich voneinander abweichen. Dieser Unterschied der Geschlechter, der bei den Thynniden wohl den Höhepunkt erreicht hat, ist es auch, der mich vorläufig von einer Bewertung der Unterfamilien der Scoliiden und Thynniden als Familien Abstand nehmen ließ.

Das von mir erst später berücksichtigte Merkmal der altertümlichen Bauart der Ameisenkopfkapsel, deren Mundloch mit der Oberkieferbucht breit verbunden ist, stellt die Ameisen in deutlichen Gegensatz zu den Mutillen. Man könnte daraus den Schluß herleiten, daß die Ameisen so wenig wie die Sapygiden die Umformung der Kopfkapsel in die bei den Scolien, Thynniden und Mutillen bestehende jüngere Form miterlebt haben.

Und wenn diese ältere Kopfkapselform allen Ameisen eigentümlich ist und unter ihnen wirklich keine Vertreter der Mutillenform vorkommen, so könnte man wohl eine Anordnung der Familien der Formicina nach dem Bau der Kopfkapsel verteidigen. Die Übereinstimmungen im Mundbau der Ameisen und Mutillen wären dann auf dem Wege der Parallelentwicklung entstanden zu denken, wie ähnlich auch unter den Bienen und den Grabwespen die Gattungen mit verkümmerten Nebenzungen auf verschiedene Ausgangsformen zurückgeführt werden konnten. Nach der Form der Kopfkapsel stelle ich auch die problematische *Konowiella* zu den Ameisen, denen sie aber immerhin wegen des altertümlicher gebauten Hinterleibes als Familie gegenübergestellt bleiben könnte. *Fetschenkia* gehört nach Bischoff zu den Myrmosinen, ob aber Bischoff's *Myrmecopterina* (= *Archihymen* Enderlein) diesen oder den Konowiellen zuzuzählen sein wird, ist noch ungewiß, da über den Bau ihrer Kopfkapsel nichts bekannt ist.

Es ist bemerkenswert, daß auch unter den Bienen (die Colletiden) und unter den Grabwespen (die Psammochariden, Bembeciden und Nyssoninen) die altertümlicheren Formen die ältere, von jener der Symphyten und Orthopteren herzuleitende Kopfkapselform bewahrt haben. Bei den Grabwespen scheint aber die Annahme einer polyphyletischen Entwicklung der jüngeren Kopfkapselform (mit getrennten Oberkieferlöchern) berechtigt zu sein, da die in Frage kommenden Gruppen Beziehungen zu verschiedenen Vertretern der älteren Kopfkapselform aufzuweisen haben (so die Sphegінen zu den Nyssoninen, speziell Astatus; desgleichen die Philanthinen, doch wohl mehr zu Gorytes-artigen Formen; die Crabroninen vielleicht zu den Alyssonen). Indessen liegen hier die Verwandtschaftsverhältnisse sehr verschleiert, da fast alle verwertbaren Gruppenmerkmale zunächst wahllos über das Heer der heutigen Grabwespen verteilt erscheinen.

b) *Apidina* oder Bienen im weiteren Sinne.

Wie die Ameisen und Faltenwespen sind auch die Bienen eine wohlumgrenzte, natürliche Immengruppe. Sie zeigen aber so große Unterschiede in der Bildung der Mundwerkzeuge und in äußeren Merkmalen, daß sie mit Fug und Recht in mehrere Familien zerlegt werden können, ein Standpunkt, dem die Bienenforscher bereits seit einigen Dezennien Rechnung getragen haben. Indessen ist über die Gesichtspunkte, nach denen die Abgrenzung der Bienenfamilien zu erfolgen hat, noch keine Einigkeit erzielt worden, da bald den gestaltlichen, bald den biologischen Unterschieden der Vorzug gegeben worden ist. Es liegt nicht in meiner Absicht, hier die Entwicklung der Bienensystematik historisch zu verfolgen; ich beschränke mich vielmehr auf eine kurze Begründung der hier ge-

gebenen Einteilung der Bienen in die sechs Familien der *Colletidae*, *Andrenidae*, *Halictidae*, *Nomadidae*, *Apidae* und *Megachilidae*. Die drei ersten dieser Familien entsprechen der alten Kirby'schen Gattung *Andrena*, die letzten drei seiner Gattung *Apis*. Kirby[14]) legte den Hauptwert auf die Gestaltung der Zunge und so konnte ihm der große Gegensatz zwischen den kurzrüsseligen niederen Bienen (*Andrena* s. l.) und den langrüsseligen höheren Bienen (*Apis* s. l.) nicht verborgen bleiben; und unsere heutige Aufgabe ist es, dieser Einteilung Kirby's erneut Geltung zu verschaffen, nachdem schon Ashmead[15]) ähnliche Wege gegangen ist. Es wird gewiß niemand leugnen, daß biologische Eigentümlichkeiten bei Ergründung verwandtschaftlicher Beziehungen mit Erfolg verwertet werden können. Hat man aber die Wahl zwischen verschiedenen biologischen Charakteren, so wird eine Entscheidung in der Regel noch schwieriger zu treffen sein, als wenn zwischen verschiedenen gestaltlichen Gegensätzen zu wählen ist. Bei den Bienen können wir beispielsweise einerseits soziale und solitäre, andererseits Kunstbienen und Kuckucke und unter den Kunstbienen Bein- und Bauchsammler unterscheiden. Nun durfte man von vornherein annehmen, daß verwandten Gattungen auch die gleiche Art des Pollensammelns zukommen würde, da diese von bestimmten morphologischen Einrichtungen abhängig, also schließlich auch ein morphologisches Merkmal ist. Als man aber erkannt hatte, daß die der Pollensammelapparate entbehrenden Kuckucksbienen von verschiedenen Kunstbienen abzuleiten sind, stand man vor der Schwierigkeit, die Zuteilung der Kuckucksbienen zu den ihnen verwandten Kunstbienen ohne Rücksicht auf die Pollensammelapparate vorzunehmen, die dadurch erheblich an systematischem Wert eingebüßt zu haben schienen. Dies indessen mit Unrecht, da sich bald herausstellte, daß die verschiedenen Gruppen der Kunstbienen ihre eigenen, von denen der anderen deutlich unterscheidbaren Kuckucksbienen besitzen. Wie die polyphyletische Herkunft der Kuckucksbienen, war eine solche auch für die sozialen Bienen denkbar, nachdem die ersten Anfänge geselligen Zusammenlebens bei verschiedenen Solitärbienen (*Halictus*, *Panurgus*, *Euglossa*) festgestellt worden waren. Und v. Buttel-Reepen[16]), der am tiefgründigsten dem Problem der Entstehung des Bienenstaates nachgegangen ist, hält eine getrennte Entwicklung des Meliponen- und *Apis*-Staates auf Grund wichtiger biologischer Unterschiede zwischen beiden Bienenstaatenformen für wahrscheinlich. Es wird nicht ohne Interesse sein,

14) Kirby: Monographia apum Angliae. 2 Bände 1802.

15) Ashmead: Classification of the bees, or the Superfamily Apoidea. Transact. Am. Ent. Soc. XXVI. May 1899.

16) v. Buttel-Reepen: Leben und Wesen der Bienen. Bei Vieweg, Braunschweig 1915.

daß die im systematischen Teil dieses Aufsatzes mitgeteilten Diagnosen der Untergruppen der Körbchensammler (*Apididae*) diese Auffassung bestätigen und es gelungen ist, den sozialen Bienen die ihnen im System zukommende stammesgeschichtliche Stellung anzuweisen.

In der Verwertung der feineren Strukturverhältnisse der Mundwerkzeuge, insbesondere der Zunge und des Unterkiefers, bin ich noch weiter gegangen als Demoll[17]), dem wir den Nachweis engster Zusammengehörigkeit der Gattungen *Halictus*, *Sphecodes* und *Nomia* verdanken. Wie bei anderen Immen scheint mir auch bei den Bienen die Entwicklungsstufe der Paraglossen wichtig zu sein, obwohl ihr Anhang nie so weitgehend rückgebildet wird wie bei den Goldwespen und einigen anderen Hymenopteren. Wie bei den *Formicina* und den Diplocnematen ist auch bei den Bienen der Paraglossenanhang ursprünglich außer mit Wimpern und Tastborsten mit besonderen Geschmacksborsten ausgestattet (so bei den Colletiden, Andreniden, Halictinen, Megachiliden und manchen Podaliriinen und Apidinen). Aber schon bei manchen Andreniden ist die Zahl der Geschmacksborsten auf eins vermindert und den Halictoidinen, einer Unterfamilie der Halictiden, fehlen sie vollends ganz; sie fehlen auch bei vielen Podaliriinen und den jüngeren Apiden. Um so interessanter ist es, daß sie bei den ursprünglicheren Gliedern dieser beiden Familien erhalten geblieben sind. Die eigenartig gestalteten Lippentaster der höheren Bienen finden sich bereits bei einigen niederen Bienen (*Systropha*, *Rhophites*, *Melitturgus*), deren Zugehörigkeit zu diesen aus dem Bau anderer systematisch wichtiger Organe zu beweisen ist. Die Tendenz zur Verlängerung und Abflachung der Grundglieder der Lippentaster trat offenbar mit zunehmender Verlängerung der Zunge allmählich in Erscheinung und ist erst bei den höheren Bienen als allgemeines Erbgut festgehalten.

Die isolierte Stellung der Halictiden ist morphologisch im Bau der Unterkiefer-Innenlade begründet, biologisch[18]) in ihrer besonderen heterogenetischen Fortpflanzungsweise. Merkwürdigerweise sind allein in dieser Familie quergegliederte und gleichzeitig mit Borstenkamm versehene Unterkieferaußenladen (Abb. 6) erhalten geblieben (Nomiini), die damit die meiste Ähnlichkeit mit der hypothetischen Ausgangsform der Außenlade des Aculeaten-Unterkiefers bewahrt haben. Umgekehrt bleibt bei den Andreniden und Colletiden die Gestalt der Unterkiefer-Innenlade ursprünglicher und der Borstenkamm der Außenlade in der Regel vorhanden, während

17) Demoll: Die Mundteile der solitären Bienen. Z. wiss. Zool. Band 91. 1908.

18) Siehe Armbruster: Zur Phylogenie der Geschlechtsbestimmungsweise bei Bienen. Zool. Jahrb. Band 40. Heft 5. 1916.

die Quergliederung der letzteren vermißt wird. Im Borstenkamm eine Neuerwerbung dieser Bienenformen und eine Anpassung an besondere biologische Eigentümlichkeiten zu erblicken und ihn als Pollensammelapparat zu deuten, wie es Demoll getan hat, will mir nicht recht einleuchten. Denn dieser Borstenkamm der Bienenmaxille ist ein Homologon des bei fast allen Stechimmen vorkommenden gleichnamigen Organes und dient in der Regel wohl eher als eine Reuse zur Verhinderung des Eindringens von Pollen in den Schlund beim Aufsaugen des Blumennektars oder anderer flüssiger Nahrungssäfte, als zum Sammeln von Pollen.

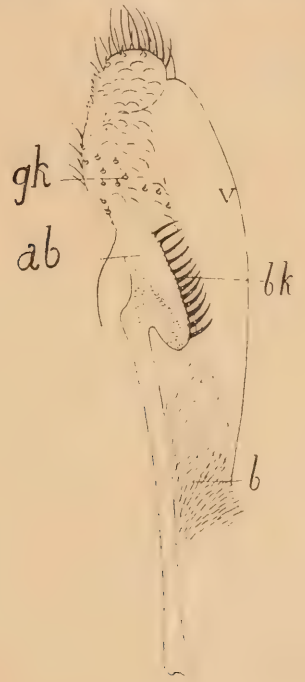


Abb. 6.

6. Unterkieferaußenlade (Hinteransicht) von *Corynura* (Halictide). Die sonst quere Basis der Außenlade ist hier zufolge der eigenartigen Verlagerung der Innenlade in schräger Richtung sehr verlängert. Das Velulum (ab) trägt außer dem Borstenkamm keine Haare; die bärtige Fläche (*b*) ist an der Übergangsstelle zur Innenlade erkennbar geblieben, das Velum (v) ist glattrandig.

Colletiden und Andreniden habe ich getrennt, um dadurch Nachdruck auf die Bauart der Zunge zu legen, die bei jenen mehr oder weniger ausgesprochen zweilappig bis tief zweiteilig, bei diesen stets einspitzig ist. Jene erinnern dadurch an viele Wespen und an die Sapygiden, diese an die Scoliiden, und wahrscheinlich ist es berechtigt, die Zunge der höheren Bienenformen auf die An-

drenidenzunge zurückzuführen, um so eher, als die ersten Anfänge zur Bildung des die höheren Bienen auszeichnenden Zungenlöffels schon in dieser Familie zu beobachten sind. Der Besitz des Außenladenborstenkammes bei gleichzeitigem Fehlen des Rückenkammes des Unterkieferstammes, welch' letzterer ein wichtiges Merkmal aller Apididen ist, weist solchen Gattungen (wie *Melitturgus*) ihren Platz unter den Andreniden an.

Prosopis als Familie von den Colletiden abzutrennen, dürfte nicht hinreichend zu begründen sein. Wenn sie im System der Bienen an erster Stelle erscheint, so ist damit nicht gesagt, daß sie die ursprünglichste rezente Biene sei. Um diesen Ehrenplatz wetteifern mit ihr die Colletinen so gut wie manche Andreninen und Halictinen, und wir gelangen zu einem annähernden Bild der Urbiene nur durch geeignete Verbindung der altertümlichen Merkmale der drei genannten Gruppen (lappig vortretende Innenlade, mit Borstenkamm versehene und quergegliederte Außenlade des Unterkiefers; wohlentwickelte, mit Geschmacksborsten versehene Paraglossenanhänge; Zunge mit offener Speichelrinne[19]), breit zweilappig; mit dem Mundloch verbundene Oberkieferbucht der Kopfkapsel; keine hochentwickelten Pollensammelapparate).

Die Unterschiede der Andreniden und Halictiden beruhen in erster Linie auf dem verschiedenen Bau der Unterkiefer-Innenlade, der es unmöglich macht, Ashmead's[15]) Einteilung der hierher gehörenden Bienengattungen in *Panurgidae* und *Andrenidae* beizubehalten. Bei einem Vergleich des hier gegebenen Systemes mit demjenigen von Ashmead erkennt man leicht, daß die Gruppierung der in Frage kommenden Bienengattungen nach dem Flügelgeäder ihre natürliche Verwandtschaft nicht erkennen läßt. Daß dem Sammler und Museologen das Flügelgeäder hervorragende Dienste leistet, daß es vielfach auch mit anderen Eigentümlichkeiten Hand in Hand geht und dann stammesgeschichtlich eindeutig erscheint, ist eine unbestreitbare Tatsache. Verliert man sich aber in die feineren Einzelheiten des Flügelgeäders, so wird es im allgemeinen immer schwieriger, hierbei phylogenetische Entwicklungsreihen aufzustellen und sie eindeutig zu interpretieren; gar zu leicht ist man der Gefahr ausgesetzt, Konvergenzerscheinungen als Ausdruck engerer Blutsverwandtschaft aufzufassen.

19) Als Speichelrinne bezeichne ich die auf der Hinter- bezw. Unterseite der Zunge gelegene Rinne, die sich am Zungengrunde verbreitert und dort den zwischen Zungengrund und Paraglossen auf die Zungenhinter- bezw. -unterseite hinabfließenden Speichel aufnimmt und zur Zungenspitze leitet. Diese Rinne ist gewiß nicht als Saugrohr zu betrachten, durch das die Biene (oder andere langrüsselige Hymenopteren) die letzten Spuren ihrer Nahrung aufsauge, wie es noch neuerdings u. a. auch Zander (Der Bau der Biene, Stuttgart, 1911) darstellt.

Je vielseitiger aber ein Organismus untersucht wird, je mehr Einzelheiten der verschiedenen Organe man vergleichend berücksichtigt, um so leichter wird man diese gefährlichste Klippe aller systematisch-phylogenetischen Forschung umfahren können. Ich gebe zu, daß es in unserem Falle nicht weniger verfehlt wäre, irgend eine hervorstechende Eigenschaft der Mundwerkzeuge einseitig einem System zugrunde zu legen. So wichtig beispielsweise der Borstenkamm der Unterkieferaußenlade ist, so darf es uns doch nicht Wunder nehmen, daß er als altererbtes Stechimmenorgan bei der Anpassung an neue biologische Verhältnisse unterdrückt werden konnte. Dient er wirklich dazu, beim Saugakt einer Verstopfung des Schlundes durch Blütenpollen entgegenzuwirken, so leuchtet es ein, daß er überflüssig wurde, sobald die Saugwerkzeuge (Zunge und Unterkiefer) verlängert waren und nun der Kopf der Biene nicht mehr so tief in die nektargebende Blume versenkt zu werden brauchte; sehen wir sich doch denselben Vorgang bei langrüsseligen Grabwespen, Faltenwespen und Goldwespen wiederholen. Demnach ist der Besitz des Borstenkammes der Unterkieferaußenlade kein untrüglicher Beweis für die Zusammengehörigkeit seiner Träger, sein Vorhandensein deutet vielmehr nur auf ein stammesgeschichtlich höheres Alter im Vergleich zu Formen hin, die ihn nicht mehr besitzen. Ähnlich verfehlt wäre es ja auch, alle jene Bienen zusammenzufassen, deren Paraglossenanhänge die Geschmacksborsten verloren haben. Wenn aber an den Mundteilen neue Einrichtungen in Erscheinung treten, wie beispielsweise der bei den *Halictini* und *Nomioidini* erwähnte Wimperkamm der Maxillenaußenlade, oder wenn die Paraglossen eine eigenartige, vom Urtyp abweichende Gestalt annehmen, wie bei den *Panurginae*, *Dasypodinae* und *Halictoidinae*, dann wird man sich berechtigt halten dürfen, die derart gekennzeichneten Gattungen auch dann für stammesverwandt zu halten, wenn das Flügelgeäder dagegen zu sprechen scheint. Inwieweit die vorgeschlagene Tribuseinteilung der *Halictinae* bei Vergleich aller in Frage kommenden Bienengattungen beibehalten bleiben kann, ist abzuwarten.

Die alte Einteilung der Bienen in Bein- und Bauchsammler und der ersteren in Bürstensammler und Körbchensammler ließ sich bei den höheren Bienen aufrecht erhalten und durch Merkmale im Bau der Mundwerkzeuge ergänzen. Fassen wir zunächst den Hauptgegensatz der Bein- und Bauchsammler ins Auge, so sind jene durch eine freiliegende, diese durch eine von den Mandibeln überdachte Oberlippe, letztere ferner durch eine eigenartige doppelte Ringelung der verlängerten Unterkieferaußenladen, auf die schon Demoll[17]) aufmerksam gemacht hat, gekennzeichnet. Die Bauchsammler und die von ihnen abzuleitenden Kuckucksbienen sind überhaupt sehr einheitlich gebaut. Wegen der durchweg ur-

sprünglich beborsteten Paraglossen müssen wir übrigens annehmen, daß sie sich schon frühzeitig vom Heer der höheren Bienen abgezweigt haben. Dem Bau der Fußklauen nach zu urteilen, dürften die Stelinen mit den Osmien, die Coelioxinen mit den Megachilen in Verbindung zu bringen sein.

Im Vergleich mit den Bauchsammlern und ihren Kuckucken sind die Beinsammler recht vielgestaltig und bilden, wie bereits angedeutet, zwei große Lager, die Bürsten- und die Körbchensammler. Ob und wie sich die letzteren aus den Bürstensammlern entwickelt haben, wird nicht leicht zu entscheiden sein, vielleicht bietet die Gattung *Canephorula*-Friese einen Hinweis zur Klärung dieser Frage; sicher aber ist, daß die mit Tast- und Geschmacksborsten versehenen Paraglossen mehrerer Körbchensammler (wie der Mehrzahl der *Bombinen* und der *Meliponen*) nur mehr deren Anschluß an die niederen Bürstensammler zulassen, die wir unter den *Eucerini* zu suchen haben. Nun besitzen fast alle Sammelbienen (einschließlich *Psithyrus*) einen Rückenkamm am Stipes des Unterkiefers, und man könnte im Sinne dieses Merkmales die Bürsten- und Körbchensammler als Einheit den Nomadinen gegenüberstellen. In solchem Vorgehen würde man durch die verschiedene Art der Behaarung der Unterkieferinnenlade noch bestärkt werden. Aber die Nomadinen, die zunächst ganz isoliert zu stehen scheinen, lassen sich den Ceratinen unschwer anschließen, mit denen sie nicht nur die haarlosen Paraglossen, sondern auch den mit Geschmacksborsten besetzten, vom Zungenrohr oft kaum abgesetzten Zungenlöffel teilen. Deshalb habe ich diese beiden Gruppen zu einer Familie zusammengefaßt, zumal sich die Ceratinen den Nomadinen nicht nur in den bereits mitgeteilten Merkmalen, sondern auch in der schlanken Gestalt der sonst bei Bienen so auffällig verbreiterten Hinterschienen und -fersen nähern. Die eigentlichen Podaliriinen zerfallen in die natürlichen Tribus der *Eucerini*, *Podaliriini* und *Xylocopini*, deren erster der formenreichste und altertümlichere ist und dessen Vertreter hinsichtlich der Unterkieferaußenlade gestaltlich ähnliche Verschiedenheiten aufweisen wie die Andreniden und Nomadinen. Die Paraglossen sind bei ihnen, soweit die bis jetzt vorgenommenen Untersuchungen einen Schluß zulassen, stets mit Tast- und Geschmacksborsten versehen, während die durch die eigentümliche Gestalt des Zungenlöffels charakterisierten Podaliriinen ebensolche (*Habropoda*) oder nur bewimperte (*Alfkenella*[20]) oder ganz kahle, grundwärts mehr oder weniger schuppige Paraglossen (*Podalirius* s. str.) aufweisen; bei

20) Als Typus dieser neuen, meinem Freunde Alfken gewidmeten Bienengattung *Alfkenella* bezeichne ich *Podalirius quadrifasciatus*. Weitere Zugehörige dieser Gattung sind *Podal. zonatus, circulatus* und *albigena*, während *Pachymelus* und *Paramegilla* im Paraglossenbau mit *Habropoda* übereinstimmen.

den Xylocopen kommen ursprünglich behaarte Paraglossen m. W. nicht mehr vor, im übrigen ist die Übereinstimmung im Maxillenbau zwischen ihnen und den Podalirien sehr auffällig.

Die Körbchensammler, deren höchstentwickelte Vertreter bekanntlich *Apis* und die Meliponen sind, leben fast alle in Staaten oder Familienverbänden. Morphologisch sind ihrer drei Gruppen zu unterscheiden, deren erste die Hummeln mit zweispornigen Hinterschienen, deren zweite die Bienen mit spornlosen Hinterschienen und bestachelten Weibchen, deren dritte die Meliponen mit ebenfalls spornlosen Hinterschienen aber stachellosen Weibchen umfaßt. Die Hummeln wie die Meliponen enthalten Gattungen mit ursprünglich beborsteten Paraglossen, die Paraglossen der Honigbienen entbehren aber — wie jene der Hummelgattung *Eulema*[21]) — sowohl der Tast- wie der Geschmacksborsten. Man könnte demnach *Apis* vielleicht an *Eulema*-ähnliche Körbchensammler anschließen, muß sich aber bewußt bleiben, daß die *Euglossen* mit *Bombus* (und *Psithyrus*) die stark verlängerten, eng geringelten Unterkieferaußenladen teilen. Organe, die bei *Apis* (und den Meliponen) ursprünglicheren Bau bewahrt haben. Damit schalten die Bombinen als unmittelbare Vorläufer der Apinen und Meliponinen aus. Und da die Meliponen der bei ihren altertümlicheren Vertretern mit Tast- und Geschmacksborsten versehenen Paraglossen wegen, wie auch wegen der grobborstigen Behaarung der bei *Apis* zart- und wimperhäutigen, bläschenartigen Unterkieferinnenlade (um von den bei den Meliponen erhaltenen Resten des Borstenkammes der Unterkieferaußenlade und anderen morphologischen und biologischen Unterschieden zu schweigen) nicht von *Apis* abgeleitet werden können, so bleibt uns nur die Möglichkeit, eine hypothetische Ahnenform für die heutigen Gruppen der Körbchensammler zu konstruieren.

7. Die Familien der *Diplocnemata*.

Wie aus der Familienübersicht hervorgeht, gehören hierher außer den Grab- und Sandwespen auch die eigentlichen oder Faltenwespen, jene die Superfamilie der *Sphegidina* oder *Entomophila*, diese die Superfamilie der *Vespina* oder *Diplopterygа* bildend. Daß die bisher den Scoliiden genäherten Psammochariden (Pompiliden) hier einzureihen sind, ergibt sich daraus, daß sie die Putzbürste der Hinterbeine besitzen; im übrigen schließen sie sich

21) Die bisher in einer Sammelgattung *Euglossa* zusammengefaßten Hummeln sind nach dem Paraglossenbau wenigstens auf 2 Gattungen zu verteilen: *Euglossa* s. str. umfaßt mit *smaragdina* als Typus die pelzigen Arten mit Paraglossen, deren Anhang auf der ganzen Fläche bewimpert ist und auch eine Geschmacksborste trägt. Die Paraglossen der *Eulema*-Arten sind dagegen nur am unteren Rande bewimpert und entbehren der Geschmacksborsten (z. B. *cordata* und *dimidiata*).

in der Mundbildung und mit den Sohlenbläschen der vier ersten Fußglieder eng an die eigentlichen Grabwespen an.

a) *Sphegidina* oder Grabwespen im weiteren Sinne.

Die Vielgestaltigkeit der Grab- und Sandwespen betrifft den feineren Bau der Mundwerkzeuge und andere Merkmale der allgemeinen Erscheinung (Körpergestalt, Habitus) wie einzelner Körperteile (Sohlenbläschen, Schiensporne, Flügeladerung). Es gibt Formen mit glattrandigem und mit wimperrandigem Velum. Formen mit wohlentwickelten und mit verkümmerten Paraglossen, Formen mit kurzen und mit verlängerten Mundteilen. Formen mit freier und mit verdeckter Oberlippe und Kopfkapselformen nach Art der Sapygen oder anderer niederer Hautflügler sowohl wie nach Art der Scolien und Mutillen. Rechnet man die im Besitz oder Fehlen der Sohlenbläschen nachweisbaren Unterschiede hinzu, so ergibt sich auch ohne Berücksichtigung weiterer Eigentümlichkeiten (Augenform, Gestalt des 2. Hinterleibsringes, Schenkelgrundring) eine größere Anzahl scharf getrennter Gattungsgruppen, denen ich teils Familien- teils Unterfamilienrang zuerkannt habe.

Vergleicht man nun die Grabwespenfamilien Ashmead's[10 u. 22a]) oder die Gattungsgruppen von Kohl[13]) und Handlirsch[22]) mit den Gruppen meines Systemes, so fallen große Unterschiede in ihrer Zusammensetzung auf. Die Ansicht Kohl's, daß zu einer Auflösung der alten Sphegiden in mehrere selbständige Familien jede Berechtigung fehle und selbst eine Einteilung in Subfamilien durch isoliert stehende Gattungen erschwert werde — eine Anschauung, die andere Forscher, wie z. B. Ducke[23]), auch auf die Bienen übertragen zu müssen geglaubt haben — dürfte durch die hier neu aufgestellten Diagnosen widerlegt sein. In Zweifel könnte man allenfalls sein, ob nicht gar sämtliche von mir unterschiedenen Unterfamilien besser als Familien zu bewerten sind. Die Natürlichkeit dieser letzteren steht nach unseren heutigen Kenntnissen außer Zweifel, und es dürfte ein Leichtes sein, die von mir noch nicht untersuchten Grabwespengattungen des Kohl'schen Systemes dem meinigen einzufügen.

Die Psammocharid en finden mit ihrem glattrandigen Velum und den mit Sohlenbläschen versehenen Fußgliedern ungezwungen Anschluß an die Astaten, aus deren hypothetischen Ahnenformen sie hervorgegangen gedacht werden können. Sie für phylogenetisch älter zu halten, liegt kein Grund vor: sowohl die Verlängerung

22) Handlirsch: Monographienreihe der mit *Nysson* und *Bembex* verwandten Grabwespen. Sitzber. kais. Akad. d. Wissensch. Wien 1887—1895.

22a) Classification of the entomophilous wasps, or the superfamily Sphegoidea. Canad. Entomol. Vol. 31, 1899, Nr. 6—9, 11, 12.

23) Ducke: Die natürlichen Bienengenera Südamerikas. Zool. Jahrb. Bd. 34, Heft 1. 1912.

der Hinterbeine, wie die an die *Formicina* erinnernde Form des Vorderbrustrückens können als Eigenschaften jüngeren Alters gedeutet werden. Ihre Selbständigkeit als Familie bleibt indessen unberührt; die Stammesgeschichte ihrer Gattungen wird aber unter eingehender Berücksichtigung der feineren Struktur der Mundwerkzeuge — ich erinnere hier an das Vorkommen reichlicher Beborstung des vom Borstenkamm begrenzten Seitenfeldes auf der Hinterseite der Unterkieferaußenlade bei afrikanischen, nicht näher bestimmten Formen, die ich bei unseren europäischen Vertretern dieser Familie nicht bemerkt habe — einer erneuten Prüfung zu unterwerfen sein.

b) *Vespina* oder Faltenwespen im weiteren Sinne.

Die Faltenwespen zerlegt man nach biologischen Gesichtspunkten in drei Gruppen, die man bald als Familien, bald als Unterfamilien bewertet findet. Die eine umfaßt die gesellig oder in Staaten lebenden (Vespinen), die zweite die solitären, ihre Brut mit Insekten fütternden (Eumeninen), die dritte die solitären honigsammelnden (Masarinen) Faltenwespen. Wie man die sozialen Bienen von Solitärbienen ableitet, so sollen auch die sozialen Wespen Abkömmlinge einsam lebender Wespen sein, und es hat nicht an Forschern (Handlirsch[9]), Ducke[24]) gefehlt, die die raubenden Eumeniden als Vorläufer namhaft gemacht haben. Ducke geht sogar so weit, daß er einen Teil der sozialen Wespen mit *Eumenes*-, einen anderen mit *Odynerus*-ähnlichen Ahnenformen in Verbindung bringt. Nun liegen aber die Verhältnisse bei den Wespen wesentlich anders als bei den Bienen, bei denen wir in der Tat von altertümlich organisierten Urbienen (*Colletidae*) über kurzzungige Beinsammler (*Andrenidae*) morphologisch wie biologisch zu den staatenbildenden Körbchensammlern und damit auch zur Honigbiene stammesgeschichtlich emporsteigen können. Bei den Wespen ist dieser Weg phylogenetischer Forschung nicht gangbar geblieben, es sei denn, daß unter den Solitärwespen noch solche Formen festgestellt werden, welche morphologisch den Anschluß der sozialen Wespen an sie ermöglichen. Vertreter der *Zethus*-Gruppe, die ähnlich wie die *Euglossa*-Bienen gesellig leben ohne eigentliche Staaten zu bilden, habe ich leider zu untersuchen keine Gelegenheit gehabt[25]). Die mir bekannten sozialen Faltenwespen (*Vespa*, *Charterginus*, *Polistes*, *Nectarina*, *Polybia*) haben sämtlich einfache

24) Über Phylogenie und Klassifikation der sozialen Vespiden. Zool. Jahrb. Band 36, 2. und 3. Heft. 1914.

25) Wie ich nachträglich festzustellen Gelegenheit hatte, hat *Zethus* Unterkiefer vom Eumenidentyp, könnte also als biologische Zwischenform zwischen den solitären Eumeniden und *Ischnogaster* bezw. *Ischnogasteroides* auch vom morphologischen Standpunkt aus sehr wohl in Frage kommen, wenn letztere nicht etwa doch echte Vespinen sein sollten.

Fußklauen, doppelte Schiensporne der Mittelbeine und ursprünglich gebaute Mundwerkzeuge, insbesondere den Borstenkamm der Unterkieferaußenlade und kurze, bis schwach verlängerte Zungenanhänge. Sie erweisen sich in den genannten Merkmalen als altertümlich organisiert im Vergleich zu den Eumeninen (untersucht sind *Eumenes*, *Discoelius*, *Alastor*, *Odynerus*, *Symmorphus*, *Hoplomerus*, *Pterochilus*), denen sowohl der charakteristische Borstenkamm der Unterkieferaußenlade wie meist auch der eine Mittelschiensporn fehlt, während sie durch gezähnte Fußklauen und geriefte Mandibeln ausgezeichnet sind. Es sind demnach morphologisch eher die Eumeninen von den Vespinen als diese von jenen herzuleiten, unter Berücksichtigung der Biologie werden wir aber für beide eine mehr den Vespinen genäherte hypothetische Stammform annehmen, die die Lebensweise der heutigen Eumeninen führte. Sollten übrigens *Ischnogaster* und *Ischnogasteroides*, soziale Wespen, welche nach Ducke gezähnte Fußklauen und eigenartige Mandibeln besitzen, auch im Maxillenbau den Eumeninen ähneln, so würden wir damit tatsächlich, wenn auch nicht in dem von Ducke angenommenen Umfange, eine polyphyletische Entstehung der sozialen Wespen nachweisen und in der Lage sein, wenigstens diese letztgenannten Sozialen an Eumeninen anzuschließen [25]).

Die Masariden, welche manche Forscher ihrer angeblich nicht faltbaren Vorderflügel wegen für altertümliche Wespen zu halten geneigt sind, können ebensowenig wie die Vespinen von Eumeninen abgeleitet werden. Denn ihre Unterkieferaußenlade besitzt den Borstenkamm und die Fußklauen sind ungezähnt. Als Vorläufer der Vespinen können sie aber nicht gelten, da letztere im Zungenbau die ursprünglicheren Verhältnisse bewahrt haben. Sie besitzen wie diese einfache Klauen und die mit Borstenkamm versehene Unterkieferaußenlade, und die Rhinarien der keulenförmigen Fühler sind noch nicht so langgestreckt streifenförmig wie bei den Vespinen und Eumeninen. Aber die stark verlängerte tief gespaltene Zunge, ihre hochentwickelte Einstülpbarkeit, die anscheinend zur Verkümmerung oder gar zum Verlust des Paraglossenanhanges führte, läßt die Masariden nur als hoch spezialisierten Seitenzweig hypothetischer Solitärwespen erscheinen, deren Hauptstamm zu Vespinen und Eumeninen führte. Künftige, auf morphologisch-biologischer Grundlage durchzuführende Forschungen werden wohl den Ausbau des hier kurz skizzierten natürlichen Systemes der Faltenwespen ermöglichen.

8. Systematische Übersicht über die Familien der Hautflügler.

Ordo Hymenoptera.

Subordo I: Symphyta Gerstaecker.

Syn. Terebrantia Latr. partim.
Securifera Latr.
Ditrocha Hartig partim.
Sessiliventres Haliday.
Chalastogastra Konow.
Phytophaga Gerstaecker, Ashmead.

Imago: Labium (in der ursprünglichen Bauart) primitiv, seine Laden nicht ins Mundinnere zurückzuziehen; Glossa nicht breiter, meist schmäler als die stets mit Geschmacksborsten versehenen Paraglossen. Putzkamm der Vorderbeine fehlend oder doch nicht in der für die Apocrita charakteristischen Ausgestaltung vorhanden. Fußglieder 1—4 meist mit Sohlenbläschen. Hinterleib dem Thorax breit ansitzend. 1. Hinterleibssegment am Hinterrande nie taillenartig eingeschnürt. Flügel reich geadert.

Larve: Stets mit Brustbeinen, oft auch mit Cercis, mit Rectalöffnung und defaecierend (immer?).

Larven und Imagines phytophag.

Sectio A: Etropoda CB.

Imago: Außenlade des Unterkiefers mit Grubenkegeln grundwärts an der der Innenlade zugekehrten Schmalseite (nicht auf der Hinterfläche endwärts. Fig. 1). Endglied der Lippentaster ohne Sinnesgrube. Basalnerv mündet im Vorderflügel vor oder in den Ursprung des Cubitus. Keine Supraapikalsporne. Vorderschienen mit 2 Endspornen. Mundloch der Kopfkapsel mit der Oberkieferbucht breit verbunden.

Larve: Mit gegliederten Brustbeinen und stummelförmigen Bauchfüßen, meist von Blättern lebend.

1. Familie: **Tenthredinidae.**

Vorderbeine ohne Bandborsten an Schiene und Ferse. Fühler nicht keulenförmig. Sohlenbläschen am Endrand der Fußglieder befestigt, einstülpbar.

Unterfamilie: **Tenthredininae.**

Sohlenbläschen wenigstens teilweise mit Schüppchen oder Haaren besetzt. Fühler mit 5 oder mehr Gliedern.

Tribus Tenthredinini.

Fühler mit 5—15 Gliedern. — Hierher die *Tenthredinen, Dolerinen, Selandriinen Hoplocampinen, Blennocampinen, Nematinen.*

Tribus Lophyrini.

Fühler mit mehr als 20 Gliedern. — Hierher *Lophyrus* und *Monoctonus.*

Unterfamilie: **Arginae.**

Sohlenbläschen kahl. Fühler dreigliedrig. — Hierher *Arge, Schizocera, Aprosthema.*

2. Familie: **Cimbicidae.**

Vorderbeine am Unterrande von Schiene und Ferse mit bandförmig oder spatelförmig verbreiterten Borsten (wie bei den Anetropoden, Vorläufer des Vorderbein-Putzkammes der Apocrita). Fühler keulenförmig. Sohlenbläschen groß, dem Fußgliede breit aufsitzend, nicht einstülpbar.

Tribus Abiini.

1. Adominaltergit mehr weniger frei, hinten ohne „Blöße". — Hierher *Abia, Amasis, Trichiosoma, Praia, Pseudoclavellaria.*

Tribus Cimbicini.

1. Abdominaltergit in ganzer Breite fest mit der Hinterbrust verwachsen, hinten mit „Blöße". — Hierher *Cimbex*.

Sectio B: Anetropoda CB.

Imago: Außenlade des Unterkiefers (bei den ursprünglicheren Vertretern) mit Grubenkegeln auf der endwärtigen Hälfte ihrer Hinterfläche (wie bei den Apocrita, Fig. 2). Schiene und Ferse der Vorderbeine stets mit Bandborsten.

Larve: Ohne Bauchfüße, in Gespinsten oder im Pflanzeninnern lebend.

Subsectio: Pamphiliina.

Brustbeine der Larve gegliedert. Endglied der Lippentaster ohne Riechgrube. Schienen mit Supraapicalspornen, Vorderschienen mit 2 Endspornen.

3. Familie: **Pamphiliidae.**

Sohlenbläschen herzförmig, breit angewachsen. Legeapparat des ♀ nicht oder wenig vorragend. Grundglieder der Unterkiefertaster nicht auffällig verstärkt. Fühler ohne glocken- oder streifenförmige Rhinarien. Ansatzstelle der Mandibeln vom Mundloch der Kopfkapsel vollständig getrennt (wie bei Scolien, Mutillen, Crabroninen). — Hierher als Unterfamilien die *Pamphiliinae* und *Blasticotominae*.

4. Familie: **Xyelidae.**

Sohlenbläschen verkümmert. Legeapparat des ♀ weit vorragend. Grundglieder der Unterkiefertaster auffallend kräftig. Fühler mit auffallend langem 3. Glied, das glocken- oder streifenförmige Rhinarien trägt. Kopfkapsel wie bei den übrigen Symphyten. — Hierher *Xyela, Pleroneura*.

Subsectio: Cephina.

Brustbeine der Larven ungegliedert. Endglied der imaginalen Lippentaster mit Riechgrube (Demoll's Stiboreflexor). Vorderschienen mit 1 Endsporn. — Entwicklung im Innern von Halmen oder holzigen Pflanzenteilen.

5. Familie: **Cephidae.**

Sohlenbläschen nackt, einfach, am Endrande der Fußglieder. Supraapicalsporne vorhanden. Mundteile ursprünglich. Paraglossensockel vorderseits mit bürstenartig angeordneten Borsten. Innenlade der Unterkiefer mit Basallappen, Außenlade (Fig. 2) hinterseits grobborstig behaart. After offen. Cerci vorhanden. — Typische Gattung *Cephus*.

6. Familie: **Xiphydriidae.**

Sohlenbläschen nackt, doppelt, am Endrande der Fußglieder. Keine Supraapicalsporne. Mundteile ursprünglich. Innenlade der Unterkiefer ohne Basallappen. After geschlossen. Cerci vorhanden. — Typische Gattung *Xiphydria*.

7. Familie: **Siricidae.**

Sohlenbläschen verkümmert, die borstenfreie Mittellinie der Fußglieder auf ihr einstiges Vorhandensein hindeutend. Keine Supraapicalsporne. Mundteile weitgehend rückgebildet, Riechgrube des Lippentasterendgliedes aber groß, terminal. After geschlossen. Cerci fehlen. — Typische Gattung *Sirex*.

Subordo II: Apocrita Gerstaecker.

Syn. Terebrantia Latr. partim (= Pupivora Latr.) + Aculeata Latr.
Ditrocha Hartig partim + Monotrocha Htg.
Petioliventres Haliday.
Clistogastra Konow.
Entomophaga und Aculeata Gerst.
Heterophaga Ashmead.

Imago: Labium mit ins Mundinnere zurückziehbaren Laden, Glossa stets breiter und meist auch länger als die, vielfach weitgehend rückgebildeten, Paraglossen.

Vorderbeine stets mit Putzkamm, der von einer differenzierten Borstenreihe der Ferse und dem einzigen, als Daumen opponierbaren Schienssporn gebildet wird (vgl. die Notiz bei den Cimbiciden). Hinterleib meist mit Tailleneinschnürung zwischen dem 1. und 2. Segment (Ausnahme Oryssiden).

Larven: Ohne Brust- und ohne Bauchfüße, afterlos und nicht defaecierend. Phytophag oder carnivor.

Sectio C: Parasitica.

♀ mit Legestachel, die Eier ins Innere von Pflanzen oder Tieren ablegend. 7. Abdominalsternit beim ♀ nie die — oft verschmolzenen — Tergite des 8. und 9. Segmentes umschließend. Hinterleibsringe nicht selten teilweise verschmolzen. Hinterbeine nicht mit Putzbürste. Entwicklung ekto- oder entoparasitisch, an oder in von ♀ nicht paralysierten Arthropoden, meist Insektenlarven oder deren Eiern. Mundloch der Kopfkapsel anscheinend stets mit der Oberkieferbucht breit verbunden (wie bei den meisten Symphyten).

Subsectio: Archiglossata CB. (Diplomorpha Förster).

Paraglossen mit breitem, mit Geschmacksborsten versehenem Anhang. Fußglieder mit nackten Sohlenbläschen. Hinterflügel ungelappt.

8. Familie: **Trigonalidae.**

Innenlade des Unterkiefers (wie bei Cephiden) mit Basallappen; Außenlade quergeteilt. Trochanter mit obsoleter Querteilung; Schenkelgrundring abgeschnürt. 3 Labial-, 6 Maxillartasterglieder. Fühler ohne streifenförmige Rhinarien. Flügel reich geadert. Tailleneinschnitt zwischen 1. und 2. Hinterleibsring. — Typische Gattung *Trigonalys*.

Subsectio: Metaglossata CB.

Paraglossen mit mehr weniger verkümmertem Anhang, dem Geschmacksborsten stets fehlen. Fußglieder ohne Sohlenbläschen.

Superfamilie: Ichneumonina.

Geißelglieder der Fühler mit strich- oder (selten) eiförmigen Rhinarien. Hinterleibsgliederung der Weibchen im Anogenitalkomplex in der Regel insofern ursprünglich, als 8. und 9. Tergit getrennt und Cerci erhalten geblieben sind. Der Stachelapparat ragt vor der Hinterleibsspitze (also mehr oder weniger ähnlich wie den Symphyten) heraus. Hinterflügel stets ungelappt. Maxillaraußenlade meist ohne „Borstenkamm“ (Ausnahme Stephaniden).

a) Porus der Rhinarien in der basalen Hälfte gelegen.

9. Familie: **Stephanidae.**

Ähnlich der folgenden Familie, auch mit 4 Labial- und 6 Maxillartastergliedern, aber die quergeteilte Maxillaraußenlade mit „Borstenkamm“ und die Rhinarien der Fühlergeißel von eiförmigem Umriß (ähnlich denen der Peleciniden). Flügeladerung altertümlich. — Typische Gattung *Stephanus*.

10. Familie: **Evaniidae.**

Fühler nicht gekniet, keine Annelli. Seitenecken des Pronotums berühren die Tegulae. Rhinarien strichförmig (immer?). Femur mit oder ohne Schenkelgrundring. 4 Labial-, 6 Maxillartasterglieder. Hierher 1. die *Evaniinae*, 2. die *Gasteruptioninae* mit den Triben der *Gasteruptionini* und *Aulacini*.

11. Familie: **Chalcididae.**

Fühler gekniet, am Grunde der Geißel mit 1 oder mehreren Annellis. Rhinarien strichförmig. Seitenecken des Pronotums berühren die Tegulae nicht. 3 Labial-, 4—5 Maxillartasterglieder. Mit oder ohne Schenkelgrundring. — Mehrere Unterfamilien und Tribus, einschließlich der *Mymarinae*.

b) Porus der Rhinarien mittelständig oder von der Länge des Rhinariums (bei Oryssiden).

12. Familie: **Oryssidae.**

Körperform ähnlich wie bei den Symphyten, keine Tailleneinschnürung zwischen dem 1. und 2. Abdominalsegment. Strichförmige Rhinarien mit schmalem, fast die Länge des Rhinariums erreichendem Porus. Fühler nahe dem Clypeus eingelenkt. 3 Labial-, 5 Maxillartasterglieder. Außenlade des Unterkiefers quergeteilt, mit breitem Velum; Innenlade breit. Schenkelgrundringe an allen 3 Beinpaaren. Stachel lang, ins Leibesinnere eingezogen, Stachelscheide (Styli) kurz. Bauchplatte des 7. Hinterleibsringes beim ♀ mit einem den Stachelschlitz deckenden Lappenanhang. — Typische Gattung *Oryssus*.

13. Familie: **Braconidae.**

Tailleneinschnürung zwischen dem 1. und 2. Hinterleibsring mehr minder deutlich. Strichförmige Rhinarien langgestreckt, mit elliptischem, bisweilen undeutlichem Porus. Fühler zwischen den Augen eingelenkt. Taster und Bauchplatte des 7. Hinterleibsringes beim ♀ wie bei den Oryssiden. Stachel frei oder mehr weniger eingestülpt, Stachelscheide meist lang. Außenlade des Unterkiefers nicht quergeteilt, mit meist breitem, wimperrandigem Velum. Bauchplatten der vorderen Hinterleibsringe nicht verkürzt. Schenkel mit oder ohne Grundring. 3 Labial-, 4 oder 5 Maxillartasterglieder. — Mehrere Unterfamilien und Tribus, einschließlich der *Megalyriden*.

14. Familie: **Cynipidae.**

Tailleneinschnürung zwischen dem 1. und 2. Hinterleibsring. Strichförmige Rhinarien langgestreckt mit kleinem, ei- bis kreisförmigem Porus. Fühlereinlenkung wie bei den Braconiden. Bauchplatte des 7. Hinterleibsringes beim ♀ ähnlich wie bei Oryssiden und Braconiden verlängert. Bauchplatten des 2.—5. Hinterleibsringes meist stark verkürzt (Ausnahme Anacharitinen). Stachel eingestülpt, Stachelscheide kurz. Außenlade des Unterkiefers quergeteilt, auf dem Grundabschnitt vorderseits mit auffallend langen Borsten. Velum bewimpert, meist schmal. 3 Labial-, 3—5 Maxillartasterglieder. Schenkelgrundring oft nicht abgeschnürt. Mehrere Unterfamilien und Tribus.

15. Familie: **Ichneumonidae.**

Rhinarien mit ziemlich großem elliptischen Porus, meist in Anzahl auf den Fühlergeißelgliedern (bei *Agriotypus* spärlich). Fühlereinlenkung wie bei Braconiden und Cynipiden. Bauchplatte des 7. Hinterleibsringes beim ♀ ohne Fortsatz. Stachelscheide meist frei, wie der Stachel kürzer oder länger, Stachel nicht tief in den Leib eingesenkt. Querteilung der Unterkieferaußenlade undeutlich. Kein Velum. Schenkelgrundring meist abgeschnürt. 4 Labial-, meist 5 Maxillartasterglieder. — Mehrere Unterfamilien und Tribus, einschließlich der *Agriotypinae*.

Superfamilie: Proctotrupina.

Fühlergeißel ohne strichförmige Rhinarien (eiförmige Rhinarien bei einigen Formen vorhanden). Der Stachelapparat des Weibchens liegt meist versteckt, der Stachel tritt scheinbar aus der Hinterleibspitze heraus; Cerci fehlen dem ♀ (immer?).

a) Hinterflügel ungelappt. 8. und 9. Abdominaltergit der Weibchen verschmolzen. Unterkieferaußenlade ohne Borstenkamm, quergeteilt, mit Velum. Fühler ungekniet. Seitenecken des Pronotums berühren die Tegulae. Fühler zwischen den Augen eingelenkt.

16. Familie: **Pelecinidae.**

Fühlergeißelglieder mit eiförmigen Rhinarien mit basalem Porus (ähnlich wie bei den Stephaniden). Große Formen, die ♂ mit libellenartig verlängertem Hinter-

leib. 3 Labial-, 5 Maxillartasterglieder. Kein Schenkelgrundring. — Typische Gattung *Pelecinus*.

17. Familie: **Proctotrupidae.**

Fühlergeißelglieder ohne ei- oder strichförmige Rhinarien, aber meist mit wohlentwickelten Riechhaaren. Meist kleine Formen. Schenkel mit oder ohne abgeschnürten Grundring. 3 Labial-, 4—5 Maxillartasterglieder. Flügeladerung meist mehr oder weniger vereinfacht. — Mehrere Unterfamilien und Tribus, ausschließlich der *Bethyliden* und *Mymarinen*, einschließlich der *Diapriiden* und *Calliceratiden*.

b) Hinterflügel mit Anal- oder Basallappen. 8. und 9. Abdominaltergit der Weibchen nicht verschmolzen. Unterkieferaußenlade meist mit Borstenkamm und quergeteilt (Ausnahme *Hedychrinae*). Innenlade des Unterkiefers hinterseits mit einigen ringförmigen Sinnesgrübchen. Kein Schenkelgrundring.

18. Familie: **Bethylidae.**

Hinterleib normal gegliedert, mit 8—9 äußerlich erkennbaren Ringen. 8 abdominale Stigmenpaare. Seitenecken des Pronotums bei geflügelten Formen die Flügelschuppen berührend. Kleine, meist nicht metallschimmernde, z. T. flügellose Immen. — 2 oder 3 Unterfamilien.

19. Familie: **Cleptidae.**

Hinterleibsringe ähnlich wie bei den Bethyliden, d. h. Rückenplatten der vorderen Ringe ohne Randwulst, Bauchplatten ungeteilt. Hintere Hinterleibsringe beim ♂ wenig verändert, bis zum 8. Segment mit Stigmen; beim ♀ hintere Leibesringe fernrohrartig eingestülpt, stigmenlos, wie in der folgenden Familie. Glossa kurz, gerundet. Unterkieferaußenlade hinterseits mit mehrreihigem Borstenkamm, vorderseits quergeteilt. 5 Maxillar-, 3 Labialtasterglieder. — Hierher *Cleptes*, *Amisega* und *Pseudepyris*.

20. Familie: **Chrysididae.**

Rückenplatten der vorderen Hinterleibsringe mit Randleiste und -furche, Bauchplatten zweiteilig. Die hinteren Hinterleibsringe bei ♂ u. ♀ fernrohrartig ineinander geschoben und in der Ruhe versteckt, so daß äußerlich nur 2—4 Ringe (d. h. der 2.—3., 4. oder 5.) sichtbar sind. Die eingestülpten Ringe entbehren meist der Stigmen. Seitenecken des Pronotums meist etwas, bisweilen beträchtlich von den Flügelschuppen getrennt. Kleine bis mittelgroße, meist metallschimmernde geflügelte Immen. Hypognath, Fühler dicht über dem Clypeus eingelenkt.

Unterfamilie: **Chrysidinae.**

Glossa kurz, gerundet. Unterkieferaußenlade vorderseits quergeteilt Tasterglieder wie bei *Cleptes*.

Tribus Ellampini.

Beborstung der Unterkieferaußenlade hinterseits wie bei *Cleptes*, mehrreihig. — Hierher *Ellampus*, *Notozus*.

Tribus Chrysidini.

Hinterseits auf der Unterkieferaußenlade nur der einreihige Borstenkamm. — Hierher *Chrysis*, *Stilbum*, *Hedychridium*, *Holopyga*.

Unterfamilie: **Hedychrinae.**

Wie die Chrysidinae, aber Unterkieferaußenlade nicht quergeteilt und hinterseits ohne Borstenkamm, dafür aber mit zahlreichen freien flächenständigen Börstchen. Glossa zweilappig.

Tribus Hedychrini.

Zunge und Unterkieferaußenlade kaum verlängert. 5 Maxillar-, 3 Labialtasterglieder. ♂ u. ♀ mit 3 großen Hinterleibsringen. — Hierher *Hedychrum*.

Tribus Parnopini.

Zunge und Unterkieferaußenlade bisweilen stark verlängert. Maxillartaster und Labialtaster bisweilen armgliedrig. ♂ mit 3 oder 4, ♀ mit 3 großen Hinterleibsringen. — Hierher *Parnopes*.

Sectio D: Aculeata Latr.

♀ mit Wehrstachel (der bisweilen verkümmert) und meist verkümmerten Cercis. Beim ♀ bilden Rücken- und Bauchplatte des 7. Hinterleibssegments die scheinbare Austrittsöffnung für den Stachel, die 7. Bauchplatte halbrinnenförmig meist den Anogenitalapparat umschließend. Die Eier werden frei (nicht ins Innere von Pflanzen oder Tieren) abgelegt. Hinterleibsringe nie untereinander verschmolzen. Außenlade des Unterkiefers bei den ursprünglicheren Formen aller Familien hinterseits mit Borstenkamm (vgl. Fig. 4 u. 5). Am Hinterflügel meist Basal- oder Anallappen oder beide abgeschnürt (Ausnahmen: einige Wespen, Mutilla, Ameisen). Entwicklung, soweit bekannt, nicht parasitisch, meist in dem vom ♀ gebauten Nest, bisweilen nach Kuckucksart in fremden Nestern.

Subsectio: Haplocnemata CB.

Hinterbeine ohne Putzbürste. Fühler nicht mit streifenförmigen Rhinarien. Hinterschienen in der Regel ohne Streifenbürste (siehe bei den Diplocnematen).

Superfamilie: Formicina CB.

Bauchplatte des 2. Hinterleibssegmentes in der Hinterhälfte derart abgeschrägt, daß der Hinterleib zwischen dem 2. und 3. Segment bauchseits mehr weniger tief eingeschnitten erscheint (Ausnahme *Sapygidae*); niemals greift die Bauchplatte des 2. Segmentes mit ihrem Hinterrande dachziegelartig über den Vorderrand der nächstfolgenden Bauchplatte. Seitenecken des Pronotums die Tegulae von vorn berührend. Schenkel mit oder ohne Grundring. Hinterschiene und -ferse nicht verbreitert.

21. Familie: **Sapygidae.**

Zwischen dem 2. und 3. Hinterleibsring kein tiefer Einschnitt. Mittelschienen mit 2 Endspornen. Laden der Unterlippe kurz, feinborstig. Glossa zweilappig, länger als die Paraglossen. Fazettenaugen nicht nierenförmig. Körperbehaarung nicht struppig. Sonst ähnlich der folgenden Familie, namentlich auch im Bau des Unterkiefers. Mundloch der Kopfkapsel (wie bei den meisten Symphyten und den Parasiten) breit mit der Oberkieferbucht verbunden. — Typische Gattung *Sapyga*.

22. Familie: **Scoliidae.**

Labium mit wohlentwickelten Paraglossen, deren Anhang außer Wimpern oder Papillen auch Geschmacksborsten trägt und in der feineren Struktur der ungeteilten Glossa mehr weniger ähnlich ist. Innenlade des Unterkiefers stark verlängert, mit Basallappen; Außenlade quergeteilt, mit rudimentärem Borstenkamm und glattrandigem Velum. Taster ursprünglich. Keine Sohlenbläschen. Hinterschienen mit 2 Endspornen. ♂ und ♀ geflügelt. Bauchplatte des 2. Hinterleibssegmentes wie bei der Superfamilie angegeben. Mittelschienen mit 1 Endsporn (immer?). Unterlippenladen lang, mit schlauchförmigen Haaren oder Papillen; Glossa und Paraglossen ziemlich gleichlang, erstere ungeteilt. Fazettenaugen nierenförmig. Körperbehaarung meist struppig. Ansatzstellen der Oberkiefer vom Mundloch der Kopfkapsel durch eine Chitinspange vollständig getrennt (wie bei den Pamphiliiden). Typische Gattung *Scolia*, ob auch *Cosila*?

23. Familie: **Thynnidae.**

Paraglossen wie bei den Scoliiden wohlentwickelt, am breiten Anhange mit Geschmacksborsten und wie die breite gelappte Glossa fein beborstet. Innenlade des breiten Unterkiefers nicht auffällig verlängert, ohne Basallappen; Außenlade

quergeteilt, mit Borstenkamm und glattrandigem Velum. Taster ursprünglich. Bauchplatte des 2. Hinterleibssegmentes und Kopfkapsel wie bei den Scoliiden. 2 Mittel-, 2 Hinterschiensporne.

Unterfamilie: **Myzininae.**

♂ und ♀ ohne Sohlenbläschen, geflügelt. Behaarung und Fazettenaugen wie bei den Scoliiden. — Typische Gattung *Myzine.*

Unterfamilie: **Thynninae.**

♂ mit Sohlenbläschen und dichter Beinbehaarung, geflügelt. ♀ ohne Sohlenbläschen und mit struppiger, mehr lockerer Beinbehaarung, flügellos. Fazettenaugen nicht nierenförmig. — Typische Gattung *Thynnus.*

24. Familie: **Mutillidae.**

Paraglossen mit verkümmertem Anhang, dem Geschmacksborsten fehlen; Glossa kurz, breit, normal entwickelt, feinborstig. Bauchplatte des 2. Hinterleibssegmentes abgeschrägt. Innenlade des Unterkiefers ähnlich wie bei den Thynniden. Taster ursprünglich. Keine Sohlenbläschen. Keine Nierenaugen. Kopfkapsel wie bei den Scoliiden.

Unterfamilie: **Mutillinae.**

Unterkieferaußenlade quergeteilt, mit glattrandigem Velum. Mittel- und Hinterschienen mit 2 Endspornen. ♂ meist, ♀ nicht geflügelt.

Tribus Mutillini.

Unterkieferaußenlade ohne Borstenkamm. Hinterflügel (des ♂) ohne Basal- oder Anallappen. — Hierher *Mutilla.*

Tribus Myrmosini.

Unterkieferaußenlade mit Borstenkamm. Hinterflügel (des ♂) mit abgeschnürtem Basallappen. — Hierher *Myrmosa*, nach Bischoff zufolge mündlicher Mitteilung auch *Fetschenkia.* Ob auch *Myrmecopterina* Bischoff (= *Archihymen* Edln.)?

Unterfamilie: **Tiphiinae.**

Unterkieferaußenlade nicht quergeteilt, mit Borstenkamm und wimperrandigem Velum. Hinterflügel mit abgeschnürtem Basallappen.

Tribus Tiphiini.

♂ und ♀ geflügelt, beide mit je 2 Mittel- und Hinterschienspornen. — Hierher *Tiphia.*

Tribus Methocini.

♂ mit, ♀ ohne Flügel; ♂ mit je 2, ♀ mit je 1 Mittel- und Hinterschienenspornen. — Hierher *Methoca.*

25. Familie: **Formicidae.**

Paraglossen und Glossa wie bei den Mutilliden. Unterkieferinnenlade in der Form ebenfalls ähnlich wie bei den Mutilliden, oft mit dornförmigen Borsten am Innenrande. Unterkieferaußenlade mit oder ohne Querteilung, stets mit dichtborstigem Borstenkamm und (immer?) glattrandigem Velum. Taster meist mehr weniger verkümmert. Keine Sohlenbläschen. Bei vorhandenen Flügeln Hinterflügel wie bei *Mutilla.* Selten je 2, meist nur je 1 Mittel- und Hinterschiensporn. ♀ meist pleomorph. Keine Nierenaugen. Kopfkapsel wie bei den Sapygiden, Oberkieferbucht mit dem Mundloch breit verbunden. — Mehrere Unterfamilien und Tribus. Hierher gehört auch als eigene Unterfamilie die vielleicht als altertümlichste Ameisenform aufzufassende *Konowiella* André.

Superfamilie: Apidina (Anthophila Latr.).

Bauchplatte des 2. Hinterleibssegmentes mit ihrem Hinterrande den Vorderrand der folgenden dachziegelartig überlagernd, daher kein Kerbeinschnitt zwischen

beiden bemerkbar. Seitenecken des Pronotums die Tegulae meist nicht und wenn, dann von unten her berührend. Paraglossen meist mit Anhang, dieser oft verlängert. Unterkieferinnenlade klein, ohne Basallappen. Unterkieferaußenlade mit glattrandigem Velum (Fig. 5). Hinterschiene und -ferse meist auffällig verbreitert. Kein Schenkelgrundring, keine Nierenaugen. — Ihre Brut mit Pollen oder mit Pollen und Nektar oder Honig versorgend. Imagines meist Nektar, sehr selten animalische Kost zu sich nehmend.

26. Familie: **Colletidae.**

Zunge zweilappig bis zweiteilig, unterseits mit offener Speichelrinne. Paraglossen archaistisch, am Anhang stets mit Geschmacksborsten. Unterkieferinnenlade archaistisch (ähnlich wie bei Andreniden); Außenlade stets mit Borstenkamm, nie quergeteilt, ungeringelt. Stipes ohne Rückenkamm. Taster ursprünglich. Sammelbienen, die angeblich ihre Brutzellen mit Speichel oder Honigbrei ausstreichen. Larven sich nicht einspinnend. Kopfkapsel wie bei Sapygiden und Formiciden.

Unterfamilie: **Prosopinae.**

Unterkieferinnenlade lappenartig vortretend. Paraglossen kurz löffelförmig. Mentum mit einem durch eigenartige Hautstruktur (♂ mit Schuppung, ♀ mit Wimperung) ausgezeichneten Mittelfeld (vgl. Mutilliden!). Auch die Zunge zeigt Sexualdimorphismus. Mundpollensammler. — Typische Gattung *Prosopis*.

Unterfamilie: **Colletinae.**

Unterkieferinnenlade nicht vortretend. Paraglossen mehr weniger verlängert, reich und lang bewimpert. Mentum ohne Mittelfeld. Zunge — wie bei allen anderen Bienen — ohne auffälligen Sexualdimorphismus. Beinpollensammler. — Typische Gattung *Colletes* (untersucht ferner *Caupolicana* und *Diphaglossa*).

27. Familie: **Andrenidae.**

Zunge lanzettlich bis bandförmig; Speichelrinne durch Einrollung der Zungenränder mehr weniger rinnenförmig geschlossen (die Speichelrinne bisher irrtümlicherweise als kapillares Saugrohr für Reste flüssiger Nahrung aufgefaßt!). Zungenspitze nicht löffelförmig, meist überhaupt nicht vom Zungenkörper abgegrenzt. Unterkieferinnenlade meist knopfförmig vortretend und grob beborstet; Außenlade meist mit Borstenkamm, nicht quergeteilt, kurz oder selten verlängert und dann nur endwärts unvollkommen geringelt. Stipes ohne Rückenkamm. Paraglossenanhang mit wenigstens 1 Geschmacksborste. Taster meist ursprünglich gebaut. Beinsammler, den Pollen meist trocken, selten (*Macropis*, *Melitturgus*) befeuchtet einsammelnd. Puppen wie bei den Colletiden ohne Kokon. Ansatzstellen der Oberkiefer vom Mundloch der Kopfkapsel durch eine Spange teilweise oder vollständig abgeschnürt (so auch bei den folgenden Bienenfamilien).

Unterfamilie: **Andreninae.**

Paraglossen kurz und breit, mit mehreren Geschmacksborsten (ähnlich wie bei *Prosopis*). — Hierher *Andrena*.

Unterfamilie: **Panurginae.**

Paraglossenanhang mehr weniger verlängert, aber am Ende nicht keilförmig verbreitert, reich bewimpert, mit wenigen bis nur 1 Geschmacksborste. Außenladenborstenkamm selten fehlend. — Hierher aus der deutschen Bienenfauna: *Macropis*, *Melitta*, *Melitturgus*, *Panurgus*, *Camptopoeum*.

Unterfamilie: **Dasypodinae.**

Paraglossenanhang winzig, schuppig (nicht bewimpert), mit wenigen Geschmacksborsten. — Hierher *Dasypoda*.

28. Familie: **Halictidae.**

Zunge wie bei den Andreniden. Unterkieferinnenlade spangenförmig verlängert und den Zungenstäbchen (d. i. den „Segelhaltern" der Bienenforscher) angelagert.

Stipes ohne Rückenkamm. Taster meist ursprünglich gebaut. Beinsammler und Kuckucke (*Sphecodes*), erstere Pollen trocken einsammelnd. Puppen ohne Kokongespinst.

Unterfamilie: **Halictinae.**

Paraglossenanhang mit wenigen Geschmacksborsten, am Ende nicht verbreitert. Unterkieferaußenlade quergeteilt (wie bei vielen Formicarien und Diplocnematen).

Tribus Nomiini.

Unterkieferaußenlade an dem dem Velum gegenüberliegenden Rande mit größeren oder kleineren Borsten, aber ohne Wimperkamm (Fig. 6); Borstenkamm vorhanden oder fehlend. — Hierher u. a. *Nomia*, *Augochlora*, *Corynura*, *Agapostemon*, *Paranomia*.

Tribus Halictini.

Unterkieferaußenlade an dem dem Velum gegenüberliegenden Rande mit zierlichem Wimperkamm, der von größeren Borsten unterbrochen scheint. Borstenkamm fehlt. — Hierher u. a. *Halictus*, *Sphecodes*, *Paragapostemon*.

Tribus Nomioidini.

Wimperkamm der Außenlade des Unterkiefers auf ihrer Hinterfläche einen grundwärts offenen Winkel bildend. — Hierher *Nomioides*.

Unterfamilie: **Halictoidinae.**

Paraglossenanhang ohne Geschmacksborsten, mehr weniger verlängert und am Ende etwas keilförmig verbreitert. Unterkieferaußenlade nicht quergeteilt, lanzettlich. Borstenkamm fehlt. — Hierher *Halictoides*, *Dufourea*, *Systropha*, *Rhophites*.

29. Familie: **Apididae.**

Zunge stets bandförmig, mit geschlossen-rinnenförmiger Speichelrinne. Zungenspitze löffelförmig, selten zerschlitzt. Oberlippe frei. Stipes des Unterkiefers oft mit Rückenkamm; Borstenkamm der Außenlade nur noch selten vorhanden und dann rudimentär (*Xenoglossa*). Grundglieder der Lippentaster abgeflacht und meist auch verbreitert. Hinterschiene und -ferse verbreitert. Der Pollen wird angefeuchtet eingesammelt. Puppen (immer?) ohne Kokongespinst. Geschmackspapillen am Zungenlöffelgrunde oder vor dem Löffel, nicht an dessen Ende.

Unterfamilie: **Podaliriinae.**

Stipes mit Rückenkamm. Pollensammelapparat bei Sammelbienen eine Schien- und Fersenbürste der Hinterbeine, kein Körbchen. Unterkieferinnenlade mit Grobborsten, außer denen auch Feinborsten vorhanden sein können. Solitärbienen.

Tribus Eucerini.

Zungenlöffel wohlentwickelt, vorderseits behaart. Paraglossen bewimpert, mit Tast- und Geschmacksborsten. Pollenbürste auf der vorderen Beinseite besonders mächtig entwickelt. Galea meist ungeringelt, seltener (*Tetrapedia*, *Centris*) geringelt. Hierher u. a. *Eucera*, *Xenoglossa*, *Melissodes*, *Centris*, *Tetrapedia*, *Exomalopsis*.

Tribus Podaliriini.

Pollenbürste wie bei den *Eucerini*. Zungenlöffel auch vorderseits unbehaart, oft unregelmäßig gestaltet oder fächerförmig zerschlitzt. Galea ungeringelt. Paraglossen wie bei den *Eucerini* (*Habropoda*) oder nur bewimpert (*Alfkenella*) oder ganz kahl (*Podalirius* s. str.).

Tribus Xylocopini.

Zungenlöffel wie bei den *Eucerini*, Galea wie bei den *Podaliriini*. Paraglossen stets kahl. Pollenbürstenhaare auch auf der Beinhinterseite lang. — Typische Gattung *Xylocopa*.

Unterfamilie: **Apidinae.**

Oberlippe, Zunge und Lippentaster wie bei den Podaliriinen. Stipes allermeist mit Rückenkamm. Außenlade nur selten noch mit verkümmertem Borstenkamm

(Meliponen, Euglossen), meist ohne ihn. Pollensammelapparat bei Sammelbienen das sogen. Körbchen an der Hinterschiene, mit dem Pollenschieber (Fersenhenkel) an der Hinterferse (letzterer bei den Meliponen noch unvollkommen entwickelt, jedoch nicht ganz fehlend!). Meist in Gesellschaften oder Staaten lebend.

Tribus Bombini.

Mittel- und Hinterschiene wie bei den meisten übrigen Bienen mit je 1 bezw. 2 Endspornen. Unterkieferaußenlade stark verlängert und eng geringelt. Unterkiefertaster zweigliedrig. Weibchen mit Stachel. Innenlade des Unterkiefers klein, mit Grobborsten. — Zunge vor dem Löffel mit einer Quaste. Paraglossen mit Tast- und Geschmacksborsten (*Bombus* und *Psithyrus*), oder Zunge vor dem Löffel ohne Quaste. Paraglossen mit oder ohne Geschmacksborsten (*Euglossa* und *Eulema*).

Tribus Apidini.

Hinterschienen ohne Endsporn. Unterkieferaußenlade wenig verlängert und spärlicher geringelt. Grundglied des zweigliedrigen Unterkiefertasters sockelartig abgeflacht. Zunge vor dem Löffel ohne Quaste. Paraglossen wie bei *Eulema*. — Hierher *Apis*.

Tribus Meliponini.

Paraglossenanhang mit oder ohne Geschmacksborsten (diese Bienen sind daraufhin noch zu systematisieren!). Ringelung der Unterkieferaußenlade spärlich, Unterkiefertaster ungegliedert (knopfförmig). Zunge wie bei *Apis*. Wehrstachel der ♀ verkümmert. Hinterschienen ohne Endsporn. — Typische Gattung *Melipona*.

30. Familie: **Nomadidae.**

Zunge, Oberlippe und Lippentaster wie bei den Apididae. Geschmackspapillen im Gegensatz zu dieser Familie auf der Vorderseite des Zungenlöffels selbst. Paraglossen kahl. Hinterschiene und -ferse nicht oder kaum verbreitert. Sammelapparat bei Sammelbienen eine Schien- und Fersenbürste der Hinterbeine, ähnlich jener der Antreniden und Halictiden. Rudimente des Außenladenborstenkammes bisweilen vorhanden (*Allodape, Melecta*). Puppen und Pollengewinnung wie bei den Apididen. Solitärbienen.

Unterfamilie: **Ceratininae.**

Stipes mit oder ohne Rückenkamm. Sammelbienen, Pollenbürste (der Hinterbeine) meist wenig auffällig. Unterkieferinnenlade mit Fein- und Grobborsten, letztere in einer Reihe dichtstehend angeordnet. Galea unvollkommen geringelt. — Hierher *Ceratina, Manuelia* und *Allodape*.

Unterfamilie: **Nomadinae.**

Stipes ohne Rückenkamm. Kuckucksbienen; Hinterschiene und -ferse ohne Sammelbürste. Innenlade des Unterkiefers nicht vortretend, fein- und kurzborstig behaart. Galea ohne oder mit unvollkommener Ringelung. — Typische Gattung *Nomada*.

31. Familie: **Megachilidae.**

Zunge und Lippentaster wie bei den beiden vorhergehenden Familien. Oberlippe von den Mandibeln überdacht. Stipes meist ohne, seltener mit Rückenkamm. Außenlade ohne Borstenkamm, stets mehr weniger verlängert und doppelt geringelt. Innenlade mehr weniger grobborstig. Geschmacksborsten am Zungenende vor dem Löffel, dieser sehr klein. Paraglossen am Anhang stets mit Tast- und Geschmacksborsten. Bauchsammler oder Kuckucksbienen, einzeln lebend. Der Pollen wird trocken eingesammelt. Die Larven spinnen zur Verpuppung einen Kokon.

Unterfamilie: **Osmiinae.**

Zwischen den Klauen ein wohlentwickelter Pulvillus. — Hierher die *Osmiinae* und *Stelidinae* des Ashmead'schen Systems.

Unterfamilie: **Megachilinae.**

Pulvillus zwischen den Klauen rudimentär. — Hierher gehören Ashmead's *Megachilinae, Anthidiinae* und *Coelioxinae*.

Subsectio: Diploenemata CB.

Hinterbeine mit einer dem Putzkamm der Vorderbeine analogen und gleich gelagerten Putzbürste (Fig. 5); die Bürstenborsten sind am längsten in der Kiellinie zwischen den beiden Schienspornen und nehmen auf der Seite des größeren Schienspornes allmählich an Größe ab; auf der Seite des kleineren Schienspornes grenzen (sofern Pubeszenz vorhanden ist) an die Bürstenborsten nur kleinere, nicht zur Putzbürste gehörende Haare. Unterkieferaußenlade meist quergeteilt. Bauchplatte des 2. Hinterleibsringes meist wie bei den *Formicina*. Hinterschienen auf der Hinterseite (Innenseite) mit einem Längsstreifen kürzerer oder längerer Bürstenbörstchen, der bei feiner Pubeszenz bisweilen kaum differenziert erscheint (gute Beispiele: *Astatus, Sphex, Pompilus, Bembex, Vespa*).

Superfamilie Sphegidina.

Flügel in der Ruhe nicht längsgefaltet. Seitenecken des Pronotums nicht mit einer an die Innenseite des Tegulums herantretenden Ecke. Keine Löffelbildungen an Zunge und Nebenzungen. Streifenförmige Rhinarien fehlen an den Fühlern (immer?). Fazettenaugen oval oder nierenförmig. Für ihre Brut paralysierte Gliedertiere eintragend.

32. Familie: **Bembecidae.**

Seitenecken des Pronotums die Tegulae nicht oder nur von unten her berührend. Knie der Hinterbeine das Hinterleibsende nicht erreichend. Unterkieferinnenlade hinterseits ohne ringförmige Sinnesgrübchen (immer?). Paraglossen archaistisch, am Anhang mit mehreren Geschmacksborsten. Unterkieferaußenlade mit Borstenkamm. Schenkelgrundring oft an allen 3 Beinpaaren abgeschnürt. Labrum ziemlich groß, frei, weder vom Clypeus noch von den Mandibeln (in Ruhelage) verdeckt. Mundloch der Kopfkapsel nicht von der Oberkieferbucht (der Ansatzstelle der Mandibel) getrennt. Keine Sohlenbläschen. Kein Pterostigma im Vorderflügel; 3 Cubitalzellen.

Unterfamilie: **Stizinae.**

Mundteile kurz, archaistisch. Velum der Unterkieferaußenlade borsten- oder glattrandig. Velulum (d. i. das „hintere Innenblatt" der Unterkieferaußenlade) mit einem freien Endlappen. 2 Mittelschienspore. — Hierher *Stizus, Sphecius*.

Unterfamilie: **Bembecinae.**

Mundteile, namentlich Maxillaraußenlade und Labialladen, verlängert. Velum glattrandig. Velulum ohne freien Endlappen. 1 Mittelschienspor. — Hierher *Bembex, Steniola*.

33. Familie: **Sphegidae.**

Von der vorigen Familie unterschieden durch das unter dem Clypeus und meist auch unter den Mandibeln (wenn diese in Ruhelage) mehr weniger versteckte Labrum. 2 Mittelschienspore. Paraglossen mit wohlentwickeltem, mit Geschmacksborsten versehenem Anhang. Vorderflügel mit 3 Cubitalzellen und Pterostigma.

Unterfamilie: **Nyssoninae.**

Oberkieferbucht wie bei der vorigen Familie mit dem Mundloch der Kopfkapsel mehr weniger breit verbunden. Velum borsten- oder glattrandig. Unterkieferinnenlade altertümlich, bisweilen mit einem inneren Lappen.

Tribus Nyssonini.

Hinterleib mit gewöhnlicher Gliederung. Füße mit Sohlenbläschen. Velulum ohne freien Endlappen. — Hierher u. a. *Gorytes, Mellinus, Nysson, Astatus*.

Tribus Dolichurini.

2.—4. Hinterleibsring sehr groß, die folgenden bei Ruhelage in den 4. eingezogen. Sohlenbläschen vorhanden oder fehlend. Velulum ohne oder mit freiem Endlappen. — Hierher *Dolichurus, Trirogma, Aphelotoma*.

Unterfamilie: **Spheginae.**

Oberkieferansatzstelle vom Mundloch durch eine, bis zum Clypeus reichende oder mit ihm verwachsene, Spange der Kopfkapsel getrennt. Velum mit glattem Rande. Unterkieferinnenlade schmal, flach.

Tribus Sphegini.

Tarsen und Pulvillus von gewöhnlicher Bildung. Meist Sohlenbläschen vorhanden. Mundteile kurz bis halblang, in letzterem Falle mit einem Mentum ähnlich dem der Philanthinen. Velulum mit freiem Endlappen. — Hierher *Sceliphron*, *Podium*, *Sphex*, *Chlorion*.

Tribus Ammophilini.

Ähnlich den *Sphegini*, Mundteile stark verlängert, Velulum ohne freien Endlappen. Keine Sohlenbläschen. — Hierher *Ammophila*, *Psammophila*.

Tribus Ampulicini.

4. Tarsenglied unterseits haftsohlenartig, das 5. Glied oberseits nahe dem Grunde des 4. angeheftet. Pulvillus sehr klein. Mundteile kurz, archaistisch. Keine Sohlenbläschen. — Typische Gattung *Ampulex*.

34. Familie: **Crabronidae.**

Im Gegensatz zu den Sphegiden nur mit 1 Mittelschiensporn. Sonst wie jene, aber Paraglossen oft verkümmert, desgleichen die Zahl der Zellen im Vorderflügel vermindert. Velulum nicht mit freiem Endlappen.

Unterfamilie: **Trypoxylinae.**

Oberkieferbucht der Kopfkapsel meist wie bei den Nyssoninae (selten durch eine Spange vom Mundloch $+$ abgeschnürt, bei *Mimesa*). Mandibeln von gewöhnlicher Bauart, wie in der 32. und 33. Familie. Velum glatt- oder borstenrandig. Ocellen wohlentwickelt.

Tribus Alysonini.

Mentum in der Seitenansicht schief birnförmig, bisweilen mit einer inneren Bogenspange jederseits, nicht auffallend langgestreckt. Augen von gewöhnlicher Gestalt. 3 Cubitalzellen im Vorderflügel. Mit oder ohne Sohlenbläschen. Paraglossenanhang mit oder ohne Geschmacksborsten. — Hierher *Alyson*, *Mimesa*, *Psenulus*.

Tribus Trypoxylini.

Wie vorige, aber Augen nierenförmig. Keine Sohlenbläschen. Paraglossenanhang klein, ohne Geschmacksborsten. Cubitalzellenzahl normal (3) oder vermindert. — Hierher *Pison*, *Trypoxylon*.

Tribus Oxybelini.

Mentum ähnlich wie bei den Philanthinen. Augen wie bei den Alysoninen. Sohlenbläschen und Paraglossenanhang wie bei den Trypoxylinen. Die inneren (einzigen) Diskoidal- und Cubitalzellen der Vorderflügel (meist) verschmolzen. — Typische Gattung *Oxybelus*.

Unterfamilie: **Larrinae.**

Oberkieferbucht wie bei den Trypoxylinae mit dem Mundloch der Kopfkapsel verbunden. Mandibeln an der unteren (hinteren) Kante mit einer Kerbe (die grundwärts von einem Zahnvorsprung begrenzt sein kann). Ocellen meist teilweise verkümmert. 3 oder 2 Cubitalzellen im Vorderflügel.

Tribus Larrini.

Mentum wie bei den Alysoninen und Trypoxylinen. Velum borstenrandig. Paraglossenanhang ohne Geschmacksborsten. Keine Sohlenbläschen. — Hierher *Larra*, *Tachytes*, *Tachysphex*.

Tribus Palarini.

Mentum wie bei den Philanthinen und Oxybelinen. Velumrand glatt oder behaart. Paraglossenanhang mit oder Geschmacksborsten. Sohlenbläschen vorhanden oder fehlend. — Hierher *Palarus, Dinetus.*

Unterfamilie: **Philanthinae.**

Oberkieferansatzstelle von dem Mundloch der Kopfkapsel durch eine bis zum Clypeus reichende, mit ihm aber nicht verwachsene Spange getrennt. Maxillarstipes und Mentum lang und schmal, letzteres mit einem mittelständigen Lappen jederseits (dieser dem Mundinnern zugekehrt). Mandibel wie bei den Trypoxylinen. Velum borstenrandig. 3 Cubitalzellen im Vorderflügel. Fühleransatzstelle nur wenig unter Stirnmitte.

Tribus Cerceridini.

Ohne Sohlenbläschen. Paraglossenanhang mit Geschmacksborsten. — Typische Gattung *Cerceris.*

Tribus Philanthini.

Mit Sohlenbläschen. Paraglossenanhang winzig, ohne Geschmacksborsten. ♂ mit bärtigem Clypeusrand. — Hierher *Philanthus, Trachypus.*

Unterfamilie: **Crabroninae.**

Oberkieferansatzstelle vom Mundloch der Kopfkapsel vollständig getrennt. Mandibeln und Augen von gewöhnlicher Gestalt. Fühler nahe dem Clypeus angeheftet. Vorderflügel mit 1—2 Cubitalzellen.

Tribus Pemphredonini.

Paraglossen von ursprünglichem Bau (wie bei Nyssoninen oder Alyson). Velum glattrandig. Sohlenbläschen vorhanden. 2 Cubitalzellen im Vorderflügel. — Hierher *Pemphredon, Passaloecus, Diodontus, Stigmus.*

Tribus Crabronini.

Paraglossen winzig, ohne Geschmacksborsten. Velum borstenrandig. Sohlenbläschen fehlen. 1 Cubitalzelle im Vorderflügel. Mentum wie bei den Larrini oder Palarini. — Typische Gattung *Crabro.*

35. Familie: **Psammocharidae** (Pompilidae).

Seitenecken des Pronotums die Tegulae vorn berührend. Knie der Hinterbeine das Hinterleibsende erreichend oder überragend. Innenlade des Unterkiefers hinterseits mit feinen (schwer sichtbaren) ringförmigen Sinnesgrübchen: Außenlade quergeteilt mit Borstenkamm. Velum glattrandig. Glossa und Paraglossen ursprünglich gebaut, Anhang der letzteren mit Tast- und Geschmacksborsten. Fußglieder mit nackten Sohlenbläschen. — Eine Anzahl Gattungen, deren Gruppierung noch eingehender Studien über die feinere Struktur der Mundwerkzeuge bedarf. Oberkieferbucht mit dem Mundloch der Kopfkapsel breit verbanden.

Superfamilie Vespina (Diplopteryga Latr.).

Seitenecken des Pronotums mit einer Ecke an die Innenseite der Tegulae herantretend. Am vorderen Zungenrande, bezw. an den beiden getrennten Zungenlappen, ein paar löffelartiger Bildungen. Keine Sohlenbläschen. Fazettenaugen nierenförmig. Vorderflügel meist in Ruhelage einmal längsgefaltet. Oberkieferbucht mit dem Mundloch der Kopfkapsel breit verbunden.

36. Familie: **Vespidae.**

Vorderflügel mit 3 Cubitalzellen. Maxillartaster mehrgliedrig. Paraglossen mit wohlentwickeltem Anhang. Fühlerglieder mit streifenförmigen Rhinarien. Schenkelgrundring wenigstens an den Mittelbeinen, oft auch an den Vorderbeinen, seltener an allen drei Beinpaaren abgeschnürt. ♂ mit 13, ♀ mit 12 Fühlergliedern. Ihre Brut mit tierischer Nahrung fütternd.

Unterfamilie: **Vespinae.**

Fußklauen ungezähnt. Unterkieferaußenlade mit Borstenkamm. Mittelbeine mit 2 Schienspornen. Mandibeln auf der Außenfläche nicht gerieft. Sozial lebend.

Tribus Polistini.

Labialtasterglieder mit kurzen Borsten mehr weniger gleichmäßig besetzt. — Hierher u. a. *Chartoteuchium*, *Nectarinia*, *Polybia* und *Polistes*.

Tribus Vespini.

Drittes Labialtasterglied am Ende mit einer auffällig langen gekrümmten Borste, an den drei ersten Gliedern oftmals noch weitere kräftige Borsten. — Hierher *Vespa*.

Unterfamilie: **Eumeninae.**

Fußklauen gezähnt. Unterkieferaußenlade ohne Borstenkamm, bisweilen mehr weniger verlängert. Mittelbeine meist nur mit 1 Schiensporn. Mandibeln auf der Rückenfläche gerieft, oft verlängert oder sonst eigenartig gestaltet. Die europäischen Gattungen solitär lebend, ihre Brut mit Insekten versorgend. Von sozialen Wespen vielleicht *Ischnogaster* und *Ischnogasteroides* hierher gehörend.

Tribus Eumenini.

Paraglossenanhang mit löffelförmigem Ende, mit Tast- und Geschmacksborsten ausgestattet (wie bei allen *Vespinae*). Beborstung der Labialtasterglieder meist wie bei den *Vespini*. — Hierher *Discoelius*, *Eumenes*, *Alastor*, *Odynerus*, *Zethus*.

Tribus Pterochilini.

Paraglossenanhang ohne Tast- und ohne Geschmacksborsten, endwärts allmählich verjüngt. Labialtaster mit sehr langen Wimperborsten. — Typische Gattung *Pterochilus*.

37. Familie: **Masaridae.**

Vorderflügel mit 2—3 Cubitalzellen. Maxillartaster 1—2gliedrig. Glossa sehr lang, tief gespalten, in einen hinter dem Mentum mehr weniger frei vorragenden Sack einstülpbar. Fühler in beiden Geschlechtern zwölfgliedrig, keulenförmig, nicht gekniet, ohne langgestreckte streifenförmige Rhinarien. Kein Schenkelgrundring abgeschnürt. Unterkieferaußenlade und Mandibeln wie bei den *Vespinae*, desgleichen 2 Mittelbeinschienspore. — Solitäre, honigsammelnde Wespen.

Unterfamilie: **Masarinae.**

Paraglossen mit löffelförmigem Anhang, klein. Labialtaster mehrgliedrig, wie bei den Vespini. Typische Gattung *Masaris*.

Unterfamilie: **Celonitinae.**

Paraglossen anhangslos. Labialtaster eingliedrig. Typische Gattung *Celonites*.

Metz-St. Julien im März 1918, Berlin-Dahlem im Januar und März 1919.

Mnemelehre oder Tierpsychologie?

Ein Schlußwort zu den Angriffen auf die Tierpsychologie.

Von Privatdozent Dr. Hans Henning, Frankfurt a. M.

In seinem neuesten Artikel stellt Herr Dr. Brun[1]) einige neue Fragen zur Diskussion, deren Erörterung ein allgemeines Interesse beanspruchen darf, weil die wissenschaftliche Lage dadurch beträchtlich geklärt wird. Auf die frühere persönliche Polemik des Herrn Dr. Brun[2]) gegen mich brauche ich nicht mehr einzugehen, denn nachdem ich alle Einwürfe und Irrtümer des Herrn Dr. Brun zurückgewiesen hatte[3]), konnte Herr Dr. Brun in seiner jüngsten Veröffentlichung auch keinen einzigen Punkt seiner ehemaligen heftigen Angriffe mehr aufrecht erhalten, wobei ich selbst gar nichts zurückzunehmen brauchte. So gehe ich denn auf die neuen Punkte ein.

1. Herr Dr. Brun schneidet die wichtigste Frage an, was die Gegenüberstellung der psychologischen Forschungsmethoden gegen diejenige der Mnemelehre eigentlich bedeute. Der große Vererbungsforscher Johannsen zeigte, daß die Bedeutung der Mneme „bis jetzt anerkanntermaßen niemals experimentell züchterisch nachgewiesen ist". Der Physiologe Verworn bemerkt, daß „durch die neuen Semon'schen Wortbildungen die physiologische Analyse der bekannten Tatsachen, die damit bezeichnet werden, um keinen Schritt weiter gefördert" wurde. Der Biologe O. Hertwig will „die Vererbungs- und Gedächtnisphänomene als analog, aber nicht als identisch" bezeichnen, weil „auch vielerlei Unterschiede bestehen". Der Tierforscher Wasmann „kann es nur für einen Mißgriff halten, wenn man die moderne Ameisenpsychologie mit dieser (Semon'schen) Theorie verquickt; denn sie ist in sich selber philosophisch falsch, weil sie das Individualgedächtnis als wesentlich gleichartig mit der Vererbung hinstellt, während doch tatsächlich zwischen beiden bloß eine entfernte Analogie besteht". Teichmann lehnte in seinem Nachruf auf Semon dessen ganze Hypothese ab u. s. f. Und eine psychologische Facharbeit konnte noch nie mit dieser Terminologie, auch nicht von ihrem Urheber, angefertigt werden, weil die Mnemelehre, jene Übersetzung psychologischer Fachausdrücke in eine neue Fremdsprache, überhaupt nur einige psychologische Grundbegriffe berücksichtigt, denen sie zudem eine schiefe Bedeutung beilegt.

---

1) Rudolf Brun, Nochmals die Grundlagen der Ameisenpsychologie. Biol. Zentralbl. 38 (11), S. 499—504, 1919.

2) Rudolf Brun, Die moderne Ameisenpsychologie — ein anthropomorphistischer Irrtum? Ebenda 37 (7), S. 357—372, 1917.

3) Hans Henning, Zur Ameisenpsychologie. Eine kritische Erörterung über die Grundlagen der Tierpsychologie. Ebenda 38 (5), S. 208—220, 1918. — Forel's Zugeständnisse an die Tierpsychologie. Ebenda 38 (12), S. 35—37, 1919.

Daß die zur Erklärung der tierischen Handlung unterlegten mnemischen Elemente rein spekulativ sind, möge ein Beispiel zeigen. Herr Dr. Brun erklärt das gegenseitige Erkennen der Ameisen als Koloniegenossen und Fremde mit „Erscheinungen komplizierter psychoplastischer assoziativer Gehirntätigkeit, wobei die normale automatische Kampfbereitschaft der Tiere unterbrochen oder gehemmt werden kann; teils durch die Ekphorie gewisser anderer übermächtiger Automatismen (Brutpflegeinstinkt, Königininstinkt), teils aber auch durch momentane kombinierte Assoziationen neuer Engramme unter sich mit früheren mnemischen Komplexen".

Hier fragen wir: woher weiß der Anhänger der Mnemelehre denn, daß eine Kampfbereitschaft überhaupt da war, daß sie unterbrochen und gehemmt wurde? Bisher ist das nur spekulativ behauptet, aber nie experimentell bewiesen worden. Und woher weiß er, daß Automatismen auftraten, daß sie übermächtig wurden? Wo ist das Experiment, welches Art und Stärke der Automatismen belegt? Woher weiß er, daß das Begegnen der Tiere einen Brutpflege- und Königininstinkt auslöst? Auch das ist lediglich eine Spekulation: nirgends ist bewiesen, daß der Erkennungsvorgang eine Kampfbereitschaft, deren Hemmung, Automatismen und Brutpflegeinstinkte einschließt. Was bedeutet endlich: neue Engramme assoziieren sich mit früheren mnemischen Komplexen? Das ist eine arge Contradictio in adjecto, denn die Assoziation ist durch alle Jahrhunderte hindurch definiert als die „Verknüpfung gleichzeitiger Elemente". Diese Unkenntnis über den hauptsächlichsten einschlägigen Grundbegriff wird Fernstehenden die Augen darüber öffnen, mit welcher Sinnlosigkeit wissenschaftliche Termini in der mnemischen Spekulation benutzt werden. Der Führer der experimentellen Psychologie G. E. Müller hat einmal ausgeführt, wohin die Physik geriete, wenn deren Vertreter die einfachsten Grundbegriffe in dieser Weise zu behandeln beliebten. Was soll da eine „assoziative Psychoplastik" besagen? Es ist nur ein dunkles Bild. Schließlich ist im Gegenteil doch das Eine klar, daß der Erkennungsvorgang mit solchen Spekulationen nicht erklärt ist, denn zum Erkennungsvorgang gehören doch wohl Erkennungsvorgänge, von denen wir aber bei Brun gar nichts hören. Daß diese geruchlicher und optischer Art sind, wurde in Experimenten schlagend gezeigt. In dieser Weise lassen sich alle mnemischen Aufstellungen als Spekulationen kritisch-experimentell zurückweisen.

Die Tierpsychologie ihrerseits verurteilt solche spekulative Deutungen, sie fordert eine Strukturanalyse, die Prüfung des Behaviors, und sie nimmt nur experimentell aufgezeigte Faktoren als Erklärung an. Wenn das mit Ameisensäure bepinselte Tier als Art-

genosse, das mit Ananasöl bepinselte gleiche Tier als Fremder genommen wird, so ist z. B. die Rolle des Geruchs bewiesen.

Die Mnemelehre glaubt, das Individualgedächtnis sei bei Insekten seit hundert Jahren erhärtet, wie auch Herr Brun gegen mich anmerkt. Allein die Analyse Fabre's zeigte dann, daß die heimkehrende Wespe sich den Weg gar nicht individuell merkt: man kann derbe Eingriffe in die Gesamtsituation vornehmen (Bäume entfernen, Sträucher anpflanzen, Kräuter oder Steine auf das Nest anbringen, das Nest selbst mit dem Spaten abheben u. s. f.), und das Tier sucht die verschwundene Türe doch am alten Ort, ohne die offen liegende Larve zu erkennen; ja diese wird in der veränderten Situation als Feind behandelt; die Orientierung stützt sich also nicht auf die individuell gemerkte Umgebung, wie man früher noch annehmen mochte. In andern Fällen genügt ein winziger Eingriff in die Gesamtsituation (wie vergleichsweise bei manchen modernen Gemälden), um eine grundsätzlich veränderte Lage zu schaffen. Da das Individualgedächtnis das Tier also nicht orientiert, hat die Analyse zu fragen, wo der auslösende Schwerpunkt der Gesamtsituation liegt. Volkelt sah ihn bekanntlich in der Gestaltsqualität, ich selbst in der Bekanntheit der Gesamtsituation. Allein das ist eine sekundäre Frage gegenüber der Gewißheit, daß hier kein einfaches Individualgedächtnis mitspielt. — Wer gute Beispiele der tierpsychologischen Methodik lesen will, der nehme die Untersuchungen der Anthropoidenstation auf Teneriffa (erschienen in der preuß. Akad. d. Wiss.) zur Hand.

2. Das Wesentliche der neueren tierpsychologischen Richtung liegt zweitens darin, daß wir die Selbstaussage und die Selbstbeobachtung ebensowenig brauchen, wie sie in zahlreichen Laboratoriumsversuchen (Arbeit und Ermüdung, Reaktions- und Erfolgsversuche und zahlreiche andere Kapitel, über welche jedes Lehrbuch unterrichtet,) überflüssig ist, und wie sie von Kindern, Verbrechern, Irren und Naturvölkern im psychologischen Experiment bekanntlich nicht gefordert wird. Oder man denke an die Testprüfungen der Berufseignung, an die sogenannten unwissentlichen Anordnungen, in denen der Experimentator im Unklaren gelassen wird. So kann die experimentelle Tierpsychologie nicht in psychische Anthropomorphismen fallen, ihre Versuche binden den Anhänger wie den Leugner der Tierseele. Dazu bemerkt Herr Dr. Brun, die Psychologie könne „der philosophischen Definition zufolge" nur introspektive Bewußtseinsphänomene untersuchen. Allein diese Definition steht auf derselben Stufe wie sein Assoziationsbegriff. Jedes beliebige Lehrbuch der experimentellen Psychologie nennt ihm zahllose Experimente ohne Selbstbeobachtung, angefangen von den frühesten psychophysischen Versuchen Fechner's und aufgehört mit den jüngsten Forschungen an Kriegsverletzten. Über dererlei

gibt es heute keine Diskussion mehr, sondern nur eine Kenntnisnahme aus einer Einführung in die psychologische Wissenschaft, oder kein Kenntnisnehmen.

3. Ist nun die Mnemelehre einer wissenschaftlichen Analyse der Erscheinungen fähig? Die eingangs genannten Autoren bestreiten es, und im psychologischen Felde wäre eine mnemische Erklärung keine Erklärung. Denn die Mneme selbst ist einmal laut Definition ihres Begründers eine Unbekannte. Zweitens sind Prozesse der Pflanzen, niederen und mittleren Tiere, endlich im menschlichen Großhirn verschiedenerlei, während die Mnemelehre überall dasselbe sieht. Drittens kann ein erblicher Faktor, der wie die Mneme Gedächtnis und Vererbung identifiziert, überhaupt nur dasjenige berühren, was eben vererbt wird. Als individuelles psychisches Leben erhalten wir aber nicht einfach eine Erbmasse auf den Lebensweg, sondern das Gros des Gedächtnisstoffes, weit entfernt vererbt zu werden, geht bekanntlich schon dem Individuum mit der Zeit wieder verloren, wie auch das Gedächtnis und die Verhaltungsweisen größtenteils individuell erworben werden mußten. Mit der mnemischen Vererbung läßt sich also in der Hauptsache gar nichts anfangen.

Das Laboratoriumsexperiment, die Seelenblindheiten und die Kopfschußverletzungen gaben uns einen Einblick in die Struktur der Gehirnresiduen, in den verwickelten Aufbau der Residuensysteme von Buchstaben, Ziffern, Objekten, Klängen u. s. f.; aber irgend etwas, was sich auch bei Pflanzen oder Tieren niederer Stufen offenbaren könnte, kam dabei nicht zutage: etwas gemeinsam Mnemisches hat da noch kein Psychiater, Psycholog, Physiolog, Neurolog, Ophthalmolog gefunden. Mit der Mnemelehre waren die Ausfallserscheinungen bei Kopfschußverletzten nie und nimmer zu begreifen. So ist dem heutigen wissenschaftlichen Stande gemäß die Großhirnresidue etwas anderes als die auch Pflanzen und niederen Tieren zukommende Mneme. Nun meint Herr Dr. Brun, wenn ich die Mneme mit Johannsen, Verworn, Hertwig, Wasmann und vielen andern leugnete, dann würde ich zugleich die Residuen leugnen, indem er nämlich von sich aus die allgemeine Mneme mit der Großhirnresidue identifiziert, und wobei er es seinen Lesern so darstellt, als rühre diese Gleichsetzung von mir her. Es wäre aber ein unstatthafter Anthropomorphismus, wollte man die Großhirnresiduen mit der allgemeinen, auch bei Pflanzen und niederen Tieren vorkommenden (zudem ihrer Natur nach gänzlich unbestimmten und hypothetischen) Mneme in dieser Weise gleichsetzen: die beim Menschen isolierten Partialresiduen sind niemals bei niederen Tieren und Pflanzen möglich, und sie werden auch beim Menschen nicht als Mneme vererbt.

4. In dem hauptsächlichsten Streitpunkte macht Herr Dr. Brun

mir nun Zugeständnisse: sein ältester Artikel tadelte mich in schärfster Weise, weil ich Bethe'sche Reflexphysiologie triebe (obwohl ich mich tatsächlich ausführlich dagegen gewandt hatte!), und weil ich angeblich Empfindungen, Wahrnehmungen, Assoziation, Gedächtnis u. s. f. leugne (während ich sie tatsächlich festgestellt hatte!). Im neuesten Artikel schreibt Herr Dr. Brun von sich nun: „ich berühre in meinem polemischen Aufsatz diese Frage (d. h. die Frage des Bewußtseins, d. h. der Empfindungen, Wahrnehmungen u. s. f.) mit keinem Wort". Nun er berührte das sogar auf mehreren Seiten (z. B. S. 357–359 u. ö.) ganz ausführlich, wie jeder nachlesen kann, und Wasmann übernahm diese irrtümliche Unterschiebung auch (dieses Zentralbl. 38, S. 127) von Brun, bis er nachträglich in meinen gegensätzlich lautenden Text Einsicht nahm. Auf alle Fälle steht also meine Position in der Bewußtseinsfrage nun auch ausdrücklich unangetastet da, und die von Brun mir in seiner Polemik zugedachten Prädikate entfallen.

5. Die moderne Psychologie analysiert überall die peripher ausgelösten Faktoren des Erlebnisses von den zentral ausgelösten und dazu tretenden, wie ich an der Hand der Oberflächenfarbe, der Gestalt u. s. w. schon erörterte, wobei ich auch auf Hering's Ausführungen wies. Herr Brun meint nun, ich ließe in der Tierpsychologie nur „wesentlich periphere Reizkomplexe" zu. Hierüber bin ich wieder starr, hatte ich doch geschrieben: „die Wirksamkeit solcher zentraler, nicht aus der gegenwärtigen Reizung stammender Vorgänge ist auf alle Fälle erwiesen", und drückte ich mich doch überall in diesem Sinne (z. B. „Bekanntheit") aus. Hier kann also nur ein Mißverständnis von Herrn Dr. Brun vorliegen, das sich nach einem Einblick in ein Lehrbuch der Psychologie ohne weiteres verflüchtigt hätte.

6. Ihm erscheinen meine Versuche belanglos, welche Gerüche die natürliche Fährte sperren können. Da Brun selbst (mit Wasmann) den Fingerversuch durch Sperrung „mit einem für die Ameisen neutral riechenden Gegenstand" vorzunehmen empfiehlt, dürfte die Untersuchung nicht belanglos sein, welche Gerüche denn eigentlich neutral sind. Um so mehr lohnten diese Reihen sich, als zugleich ein für die Tierpsychologie wichtiges Ergebnis, das sich auf das Geruchsprisma bezieht, dabei herauskam. Jedenfalls wirkt hier noch der alte Irrtum Brun's nach, das Geruchsprisma sei nicht von mir, sondern schon früher von andern gefunden, und andere Irrtümer Brun's, auf deren Berichtigung er nichts mehr entgegnen konnte.

7. In ganz voreiliger Weise hatte Herr Dr. Brun mich eines Plagiates an Cornetz bezichtigt. Ich zeigte ihm dann, daß ich alle Arbeiten von Cornetz sogar zitiert hatte, was Brun übersah, so daß der böse Vorwurf des Plagiates nur eine flüchtige Lektüre meines Gegners darstellte. Er sucht sich nun mit dem neuen Vor-

wurf aus der peinlichen Situation zu retten, ich hätte Cornetz nur an einer Stelle genannt und Forschungsergebnisse übergangen. Das ist nicht der Fall. Denn Cornetz kam zeitlich nach meinem Geruchsbuch erst mit dem nicht berücksichtigten Artikel heraus, über den Brun selbst übrigens urteilt, daß seine Gründe „keineswegs stichhaltig" seien. Die ungerechte Beschuldigung auf Plagiat bleibt also auf Herrn Dr. Brun und seiner flüchtigen Lektüre sitzen.

8. Während Forel behauptete, die „Atome besitzen Bewußtsein", ebenso die Pflanzen, und während Herr Dr. Brun sich ursprünglich ganz mit Forel identifizierte, tritt er nun auf meine Seite und wendet sich gegen Forel, indem er die Pflanzenseele als „naiven Anthropomorphismus" mißbilligt. Damit gibt er selber der Mnemelehre den Todesstoß, denn nun sind die Reaktionen der Pflanzen natürlich ganz etwas anderes als die psychophysischen Großhirnprozesse. So hat die ganze Polemik dazu geführt, daß Herr Dr. Brun schließlich meine Position annimmt. Übrigens hat Forel selbst seine durch sein ganzes Leben und unlängst auch auch an dieser Stelle gegen mich verfochtene Grundauffassung über Physisches und Psychisches inzwischen umgeworfen, indem er neuerdings energisch für die Telepathie eintritt (Journ. f. Psychol. u. Neurol. **24**, S. 77, 1918). Freilich übersah er, daß dieses von ihm selbst nicht geprüfte Medium in psychologischen Untersuchungen, welche alle Nebenwirkungen und Betrugsmöglichkeiten ausschlossen, plötzlich seine Leistungsfähigkeit verloren hatte. Auch hier rächt sich die Vernachlässigung der experimentellen Psychologie, welche jede Verständigung auf einer solchen Basis ablehnen muß.

Ich komme nun, nachdem alle scharfen Ausdrücke, alle Angriffe und Anschuldigungen auf meine Person in nichts zusammengefallen sind, auf das Wesentlichste meines ersten Artikels zurück: es ist nötig, daß der Tierpsycholog die experimentelle Tierpsychologie beherrscht. Solche Fehler über die Assoziation und andere Grundbegriffe, wie wir sie feststellen mußten, dürfen nicht vorkommen, weil sie die wissenschaftlichen Ergebnisse vernichten, an denen wir alle interessiert sind. Nur die Berücksichtigung aller Methoden und Gesichtspunkte, auch derer der Nachbarwissenschaften, führt zum Ziel.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band **Mai 1919** **Nr. 5**

ausgegeben am 31. Mai 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: **O. v. Franqué**, Innere Sekretion des Eierstocks. S. 193.
E. Küster, Über weißrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit. S. 212.
E. Mohr, Nochmals über das „Knacken" beim Rentier. S. 251.

Innere Sekretion des Eierstocks.

Von **Otto von Franqué.**

Die Erkenntnis, daß die normale Beeinflussung der Gebärmutter von seiten des Eierstocks auf dem Wege der inneren Sekretion stattfindet, ist ziemlich jung. Früher herrschte Jahrzehntelang die geistvolle Hypothese Pflüger's; nach ihm sollte durch die allmähliche Vergrößerung der Graaf'schen Follikel ein zunehmender Druck auf die im Eierstock befindlichen Nervenendigungen ausgeübt werden. Diese andauernden, aber sehr geringen Reize sollten nach dem Rückenmark fortgeleitet und dort in einem nervösen Zentrum nach einem auch sonst in der Physiologie beobachteten „Gesetz der Summation der Reize" aufgespeichert werden, bis sie eine bestimmte Höhe erreicht hätten; dann sollte reflektorisch eine Reizung des Gefäßnervenzentrums eintreten, welche eine starke Erweiterung der Blutgefäße der Gebärmutter und des Eierstocks hervorruft, wodurch einerseits die Blutung aus den übermäßig gefüllten und daher zerreißenden Gefäßen der Gebärmutterschleimhaut als Periode, andererseits im Eierstock das Platzen eines eihaltigen

Follikels und Freiwerden eines befruchtungsfähigen Eichens hervorgerufen werden sollte. Nervenbahnen und -Reize waren also das Ausschlaggebende bei dem ganzen Vorgang.

Die Abhängigkeit der menstruellen Blutung, ja der Entwicklung und Erhaltung der übrigen Geschlechtsorgane vom Eierstock ist natürlich schon seit langen Jahren bekannt. Denn seitdem die Eierstöcke wegen bestimmter Erkrankungen operativ entfernt wurden, wußte man, daß danach die Periode ganz ausbleibt und daß die Gebärmutter eine fortschreitende Schrumpfung und Rückbildung erfährt, geradeso wie zur Zeit des natürlichen Auftretens der Menopause, in welcher die Eierstöcke ihre Tätigkeit einstellen und sich bei der mikroskopischen Untersuchung nurmehr aus Bindegewebe zusammengesetzt erweisen, während die Eier und die in ihrer Umgebung auftretenden absondernden Gewebsteile vollständig fehlen. Wurden aber die Eierstöcke bei ganz jugendlichen Menschen oder Tieren entfernt, so kam es überhaupt nicht zur vollen Ausbildung der inneren und oft auch der äußeren Geschlechtsorgane.

Doch erst die im Jahre 1895 von Knauer[1]) an Kaninchen angestellten Versuche zeigten den Weg der Beeinflussung. Denn er fand, daß die Funktion ausgewachsener und die weitere Entwicklung kindlicher Geschlechtsorgane in keiner Weise gestört wurde, wenn die herausgenommenen Eierstöcke sofort wieder an einer anderen Stelle des Körpers eingepflanzt wurden, sei es nun in der Bauchhöhle, oder wie andere Autoren dann zeigten, irgendwo unter der äußeren Haut, im Fettgewebe oder in der Milz. In allen diesen Fällen war der Zusammenhang der Nerverbahnen vollständig zerstört, nicht sie also konnten die Beeinflussung übermitteln, sondern es blieb nur die Wirkung durch chemische Stoffe übrig, welche in den Blutkreislauf übergingen und durch diesen zu den weit entfernten Stätten ihrer Wirkung gelangten. Zu diesen gehören nicht nur die Unterleibsorgange, sondern auch die Brustdrüse, welche zwar nach Kastration bei Ausgewachsenen nicht verkümmert, bei Jugendlichen aber nicht zur vollen Entwicklung kommt. Voraussetzung des Erfolges ist aber, daß die Eierstöcke an ihrem neuen Standort auch einheilen und wirklich weiter tätig sind; das ist keineswegs immer der Fall. Es hängt ganz davon ab, ob von der Umgebung rasch genug neue Blutgefäße in das überpflanzte Organ eindringen und dessen Ernährung übernehmen[2]). Dies geschieht erst nach 5 bis 8 Tagen; bis dahin ist regelmäßig ein Teil des wirksamen Eierstocksgewebes zugrunde gegangen, und ein anderer fällt noch der entzündlichen Reaktion zum Opfer, welche durch die als Fremdkörper wirkende, z. T. rasch absterbende Ge-

1) Archiv f. Gynäkol. 60.

2) Ribbert, Arch. für Entwicklungsmechanik Band 7; Tschernischoff, Ziegler's Beiträge 59.

websmasse in der Umgebung ausgelöst wird. Die schon ausgebildeten oder heranwachsenden Follikel gehen dabei am schnellsten zugrunde, die Ureier sind am widerstandsfähigsten. Daß sie nach erfolgter neuer Gefäßversorgung vollkommen unversehrt sich weiter entwickeln können, wird dadurch bewiesen, daß sogar Schwangerschaft eintreten kann, wenn die Wiedereinpflanzung an irgend einer Stelle der Bauchhöhle erfolgte, so daß die beim Platzen der reifen Follikel wie in der Norm in die Bauchhöhle gelangenden Eier in die Eileiter und die Gebärmutter befördert werden können. Ja die Schwängerung ist nicht nur bei der Autoplastik möglich, d. h. der Überpflanzung der Eierstöcke an eine andere Stelle desselben Tieres, sondern auch bei der Homoioplastik wie die Überpflanzung von Geweben eines Tiers auf ein anderes Tier derselben Gattung genannt wird. Auch die Folgen der nach gelungener Transplantation wiedereinsetzenden inneren Sekretion zeigen sich bei der Homoioplastik wie bei Autoplastik, aber die überpflanzten Eierstöcke anderer Tiere erfahren eine sehr viel stärkere Schädigung und gehen in viel kürzerer Zeit häufig zugrunde. Dies hängt mit der Bildung von sogenannten Abwehrfermenten zusammen, die sich, wie Abderhalden's berühmte Untersuchungen gezeigt haben, jedesmal im Körper bilden, wenn demselben irgendwelche fremde Eiweißstoffe — und aus solchen bestehen ja auch die Eierstöcke — einverleibt werden. Geschieht die Einfuhr auf dem gewöhnlichen Wege durch den Magen und Darm, so findet dort in der Verdauung der Abbau und Wiederaufbau der fremden Eiweißstoffe statt. Erfolgt die Zufuhr außerhalb des Eingeweideschlauches, dann entstehen im Blute und den Gewebssäften die verdauenden, zur Assimilierung der fremden Körperstoffe dienenden chemischen Stoffe, eben die erwähnten Abwehrfermente. Bei der „Heteroplastik", d. h. der Überpflanzung vom Gewebe von einer Tierart auf die andere, z. B. von Katzen auf Kaninchen, sind diese parenteralen Verdauungsvorgänge so stark, daß das fremde Organ auf die Dauer sich nicht erhalten kann, sondern über kurz oder lang, manchmal allerdings erst nach 2—3 Jahren, spurlos verschwindet. Dagegen gelingt es etwas leichter, etwa in 45% der Versuche, die Eierstöcke und Hoden auf andersgeschlechtige Tiere derselben Art zu überpflanzen. Hierher gehören die Aufsehen erregenden Versuche Steinach's[3]), welche z. T. erst den allerletzten Jahren entstammen, und wohl den überzeugendsten Beweis für die Wirksamkeit der inneren Sekretion der Keimdrüsen erbracht haben. Steinach entfernte bei ganz jungen Tieren die Hoden oder die Eierstöcke und pflanzte dafür den Männchen Eierstöcke, den Weibchen Hoden ein. Er erreichte dadurch, daß sich bei den Männchen Warzenhöfe, Zitzen

3) Münchener med. Wochenschrift 1918, Nr. 6 (dort die früheren Arbeiten).

und Brustdrüsen entwickelten, die ein wiederholtes Säugen erlaubten: das Wachstum der männlichen Genitalien blieb zurück und der ganze Körper entwickelte sich in mehr weiblicher Richtung, bekam z. B. einen grazileren Knochenbau und ein geschmeidigeres Haarkleid. Ja es fand auch eine Umstimmung des Zentralnervensystems statt, indem die feminierten Männchen gegenüber ihnen anvertrauten Jungen mütterliche Gewohnheiten ausübten, bei normalen Männchen starke Geschlechtslust erregten und sich von ihnen bespringen ließen. Das Umgekehrte fand bei maskulierten Weibchen statt. Durch die Überpflanzung je eines Hodens und eines Eierstocks auf vorher kastrierte ganz junge Tiere, gelang es Steinach bei denselben die Erscheinung eines somatischen und psychischen Hermaphroditismus hervorzurufen. Er zieht daraus die Schlußfolgerung, daß in den außerordentlich mannigfaltig gestalteten Fällen menschlicher Hermaphrodisie, bei welcher in einer Person männliche und weibliche Merkmale in verschiedenster Abstufung zusammen auftreten, die vorhandenen Keimdrüsen vonvorneherein in ihrem sekretorischen Abschnitt zwittrig angelegt sind, d. h. sowohl spezifisch männliche als auch spezifisch weibliche Sekretionsstoffe liefern, wenn auch ihre für die Fortpflanzung bestimmten Produkte eingeschlechtig, entweder nur Samen oder nur Eier sind; dies ist nämlich die Regel beim Menschen, von der bisher keine Ausnahme beobachtet worden ist. Trotz der ungeheuer großen Zahl von Beobachtungen über Hermaphrodisie — Neugebauer[4]) hat 1908 fast 1900 Fälle zusammengestellt — ist bislang noch niemals bei einem Menschen gleichzeitig ein Hoden und ein Ovarium gefunden worden und auch bei den Säugetieren gibt es nur drei mikroskopisch sicher gestellte Fälle, in denen auf der einen Seite ein Hoden, auf der anderen Seite ein Eierstock gefunden wurde. Dagegen gibt es acht Fälle bei Säugetieren und zwei Fälle von Menschen mit einer freilich nicht doppelt funktionsfähigen Zwitterdrüse, Ovotestis. In den betreffenden Organen waren die charakteristischen Bestandteile eines Eierstockes und eines Hodens, einer derselben, meist der Hoden, aber in unvollkommener Entwicklung, räumlich voneinander getrennt, mikroskopisch nachweisbar. Dabei waren die übrigen Genitalien auch nicht normal entwickelt. In dem einen Fall handelte es sich um einen männlichen Hypospadiaeus, im anderen Fall um eine Frau mit rudimentärer Entwicklung der Scheide. Hier hatte anscheinend die innere Sekretion des abnormerweise vorhandenen andersgeschlechtlichen Anteils der Keimdrüse einen hemmenden Einfluß auf die normale Entwicklung des Individuums im Sinne eines Geschlechts gehabt: doch ist, wie wir noch sehen werden, auch eine

4) Der Hermaphroditismus beim Menschen, Leipzig 1908.

andere Deutung möglich und wahrscheinlich richtig. Die Schlüsse, welche Steinach aus seinen Versuchen für die normale Entwicklung der Genitalien und der sekundären Geschlechtsmerkmale zieht, nämlich daß dieselben allein von der inneren Sekretion des von ihm Pubertätsdrüse genannten sekretorischen Abschnitts der Keimdrüse abhängig sei, scheinen jedoch für den Menschen wenigstens, viel zu weitgehend zu sein. Wohl üben die vorhandenen und sezernierenden Geschlechtsdrüsen einen sehr weitgehenden protektiven Einfluß auf die Entwicklung der übrigen Genitalien und der sekundären Geschlechtsmerkmale aus, und mit ihrem Fortfall treten starke Hemmungen und Rückbildungen auf. Aber die Entwicklung ist auch bei vollständigem Fehlen der Keimdrüse möglich und die Bestimmung, ob sie in männlicher oder weiblicher Richtung stattfindet, erfolgt, ehe überhaupt die Keimdrüse ausgebildet ist und sezerniert. Halban[5]) hat in ausfürlicher Beweisfürung dargetan, daß bei Menschen und höheren Tieren nicht nur die Anlage der Keimdrüse, ob sie männlich oder weiblich werden wird, sondern auch die der übrigen Genitalien und der sekundären Geschlechtsmerkmale von vornherein in dem betreffenden Ei gegeben ist, und zwar voneinander unabhängig, wenn auch fast immer in gleichem Sinne. So daß also meist das gesamte Ei entweder männlich oder weiblich oder hermaphroditisch angelegt ist, daß aber ausnahmsweise, ohne daß wir die Ursache kennen, die Entwicklung dieser drei Dinge in verschiedener Richtung verlaufen kann. Fällt dann in einem Ovulum, in dem abnormerweise z. B. die sekundären Geschlechtsmerkmale hermaphroditisch angelegt sind, die protektive Beeinflussung durch eine normale Keimdrüse fort, oder wird sie gestört durch das gleichzeitige Vorhandensein eines anders geschlechtigen Drüsenanteils, dann können die heterosexuellen Merkmale zur Ausbidung kommen. Nur durch die Annahme einer von vorneherein gegebenen hermaphroditischen Anlage auch der sekundären Geschlechtsorgane läßt sich der extremste und berühmteste derartige Fall erklären, der von Weber beschriebene Finke, welcher auf der linken Seite ein Ovarium und weibliches Gefieder, auf der rechten Seite einen Hoden und männliches Gefieder besaß. Der Hinweis auf dieses Tier genügte vielen Autoren sogar, die ganze Theorie der inneren Sekretion der Keimdrüse in Frage zu stellen, weil es ja selbstverständlich nicht einleuchten konnte, wie die Keimdrüse bei einer inneren Sekretion gerade diejenige Seite beeinflussen sollte, auf der sie liegt, wie also das links gelegene Ovarium imstande wäre, das Gefieder auf der linken Seite weiblich zu gestalten, der Hoden auf der rechten Seite männlich, da doch die Stoffe gemeinschaftlich im ganzen Körper zirkulieren. Da aber

5) Archiv f. Gynäkol. 70.

nun die innere Sekretion, wie besprochen, eine feststehende Tatsache ist, so bleibt nichts übrig, als anzunehmen, daß die ganze Anlage bei diesem Tiere auf der einen Seite dem männlichen, auf der anderen Seite dem weiblichen Geschlechte zuneigt, und wir müssen das Tier als Hermaphroditen bezeichnen und zwar nicht nur in Rücksicht auf die Keimdrüse. Es war auch das Gefieder von Haus aus auf der einen Seite männlich, auf der anderen Seite weiblich angelegt und hat sich dementsprechend weiter entwickelt (Halban).

Die Versuchsergebnisse Steinach's sind wohl so zu erklären, daß bei nieder stehenden Tieren die bisexuelle Anlage der sekundären Geschlechtscharaktere sehr viel weiter verbreitet, ja vielleicht bei manchen Arten allgemein vorhanden ist, so daß in der Tat ihre Entwicklungsrichtung ausschließlich davon abhängt, ob die innere Sekretion einer weiblichen oder einer männlichen Keimdrüse hinzukommt. Eine Übertragung auf höhere Tiere und Menschen ist keineswegs ohne weiteres angängig. Wir wissen beispielsweise ja auch, daß bei vielen wirbellosen Tieren dasselbe Individuum weibliche und männliche Keimzellen liefert, und auch einzelne Fische, z. B. der Seebarsch, sollen diese Fähigkeit haben. Beim Maulwurf ist nach Tourneux[6]) der oben als äußerst seltene Mißbildung erwähnte Ovotestis ein physiologischer Zustand, indem neben dem funktionierenden Ovarium ein 2—4 mal größerer Hoden mit vermehrten Zwischenzellen und rudimentären Samenkanälchen sich findet. Da gerade diese Zwischenzellen der nach Steinach Ausschlag gebenden Pubertätsdrüse entsprechen, müßten alle weiblichen Maulwürfe hermaphroditische Kennzeichen an sich tragen, wenn es wirklich auf die Keimdrüsen allein ankäme. Davon ist aber nichts mitgeteilt worden. Die Erfahrungen beim Menschen sprechen aber ganz direkt gegen die einfache Übertragung der Steinach'schen Versuchsergebnisse und im Sinne der Halban'schen Schlußfolgerungen und zwar nicht nur in klinischer, sondern auch in anatomischer Beziehung. Denn bei den Untersuchungen der inneren Geschlechtsorgane weiblicher oder männlicher Pseudo-Hermaphroditen und zwar sowohl somatischer als psychischer Art, wurde bisher immer eine auch bei mikroskopischer Untersuchung einsinnig entwickelte, wenn auch mitunter hypoplastische Keimdrüse gefunden. Vor allem aber wurde gerade an den von Steinach angenommenen innersekretorischen Abschnitten keine Abweichung von der Norm, keine Entwicklung nach der Richtung des anderen Geschlechtes hin festgestellt. Seine Angaben über die innersekretorischen Bestandteile sind überhaupt für den Menschen nicht zutreffend. Denn bei diesem hat die interstitielle Drüse bei

6) L. Kermanner, in Schwalbe's Morphologie der Misbildungen Bd. 3, 1909.

weitem nicht die Entwicklung und Unabhängigkeit, wie bei niederen Tieren, sondern sie ist ein meist recht unscheinbares Überbleibsel geplatzter oder atretisch gewordener Follikel, das sehr bald nach dem Eingehen des letzten Follikels ebenfalls schwindet. Aus Steinach's eigenen Angaben geht übrigens hervor, daß er selbst bei den feminierten Männchen 3—4 Jahre nach der Ovarialimplantation nicht nur seine „Pubertätsdrüse", sondern auch zystische Follikel fand. Auch bei seinen Versuchstieren muß es also unentschieden bleiben, ob wirklich die Pubertätsdrüse die selbständige Funktion gehabt hat, die er ihr zuschreibt.

Klinisch aber wissen wir, daß bei sehr vielen Hermaphroditen und Homosexuellen die Keimdrüsen ganz normal funktioniert haben, soweit, daß sogar normale Kinder geboren oder gezeugt wurden, sogar bei Hermaphroditismus externus und sekundarius, der soweit ging, daß infolge der heterosexuellen Entwicklung der äußeren Genitalien und der sekundären Geschlechtsmerkmale ursprünglich das andere Geschlecht angenommen und die Betreffenden fälschlich als Knaben oder Mädchen gezogen wurden, obwohl sie das Gegenteil waren.

Eine Beobachtung Albertis[7]) spricht ebenfalls für die Beeinflussung der sekundären Geschlechtscharaktere durch die innere Sekretion des Eierstocks oder vielmehr durch eine Störung derselben im Sinne Halban's und nicht Steinach's. Es handelt sich um ein 23jähriges Mädchen, welches wegen einer rechtsseitigen Eierstockgeschwulst operiert wurde. Bis zum 19. Lebensjahr war sie ein blühendes kräftiges und angeblich ganz normal entwickeltes Mädchen gewesen. Vom 20. Lebensjahre ab blieb die Periode aus, und es scheint sich allmählich der Tumor entwickelt zu haben, wegen dessen sie schließlich operiert werden mußte. Von da ab wurde ihre Stimme tiefer, ihr ganzer Habitus ein männlicher und es entwickelte sich ein mächtiger Voll- und Schnurrbart. Bei der Operation zeigte sich eine durchaus männliche Behaarung des ganzen Körpers, auch Knochenbau, Muskulatur, Kehlkopf, Brustdrüse zeigten männliche Bildung. Die inneren Genitalien waren abgesehen von der Geschwulst normal, an den äußeren Genitalien war nur eine besonders starke Entwicklung des Kitzlers, wie sie sich beim Hermaphroditismus häufig findet, auffallend. Bei der mikroskopischen Untersuchung war das eine Ovarium vollständig normal, das andere war wohl in einen Tumor verwandelt, aber dieser entsprach der häufigsten Form der Eierstocksgeschwülste, dem Kystoma multiloculare pseudomucinosum, wie wir es tausende von Malen beobachten, ohne daß vor oder nach der Entfernung eine Änderung der Geschlechtsmerkmale einsetzt. Will man hier nicht etwa ein

7) Hegar's Beiträge Bd. 9, 1905.

zufälliges Zusammentreffen annehmen, so kann man diese Beobachtung kaum anders als im Sinne Halban's erklären. Es bestand von vornherein unabhängig von der einsinnigen Anlage der Geschlechtsdrüse eine hermaphroditische Anlage der äußeren Genitalien und der sekundären Geschlechtsmerkmale, welche aber durch den mächtigen protektiven homosexuellen Einfluß des Eierstocks im Zaume gehalten und überwunden wurde. Die durch die Geschwulstentwicklung herbeigeführte Änderung, vermutlich nur quantitative Herabsetzung der inneren Sekretion des Ovariums genügte in diesem Falle, um noch nachträglich am Ende des zweiten Jahrzehnts des Lebens die hermaphroditische Anlage des übrigen Körpers zum Ausbruche kommen zu lassen. Doch ist hervorzuheben, daß der Bericht über den Zustand vor der Geschwulstbildung nicht auf zuverlässiger ärztlicher Beobachtung beruht, ferner, daß die vollständige Ausbildung des weiblichen Körpers erst im 24. Lebensjahr erfolgt, und daß die Entwicklung der stärkeren Behaarung auch beim Manne erst nach erreichter Geschlechtsreife und später eintritt.

Bei vollständig ausgebildetem Körper hat die Schädigung oder Entfernung der Keimdrüse keinen Einfluß mehr auf die sekundären Geschlechtsmerkmale. Alle dahin gehenden Berichte gehören in das Reich der Fabel und beruhen auf oberflächlicher Beobachtung, besonders auf der Nichtbeachtung schon vorher vorhandener heterosexueller Merkmale. Aus dem Tierreich wird als Beispiel immer wieder die Hahnenfederigkeit kastrierter Hennen angeführt, die körperlich und geistig Hahnen ganz ähnlich werden sollen. Sellheim[8]) hat diese Angaben widerlegt, indem er zeigte, daß die Entfernung der Eierstöcke beim Huhn außerordentlich schwierig, fast stets tödlich, oder nur unvollkommen ausführbar ist. Und daß andererseits nach Ausführung der fälschlich als Kastration bezeichneten Operation der Unterbindung der Legröhre kein Einfluß auf die sekundären Geschlechtscharaktere sich bemerkbar macht. Kastrierte Hähne zeigen zwar eine ausgesprochene Änderung des Wachstums und des äußeren Habitus, werden aber keineswegs besonders hennenähnlich.

Doch kehren wir zur normalen inneren Sekretion der Ovarien zurück. Daß auch die normale Periode von einer inneren Sekretion des Eierstocks abhängig ist, hat zuerst Halban 1899 durch Transplantationsversuche bei Pavianen gezeigt, welche eine regelmäßige Menstruation wie die Menschen haben, die unbeeinflußt blieb, wenn nach der Kastration die Eierstöcke an einer anderen Körperstelle zur Einheilung gebracht wurden. Für den Menschen wurde dieser Zusammenhang sehr bald durch auto- oder homoioplastische Eier-

8) Heger's Beiträge 1901, 1898.

stocksverpflanzungen bestätigt, welche in therapeutischer Absicht ausgeführt wurden. Schon Knauer war von Chrobak zu seinen Versuchen angeregt worden, um ausfindig zu machen, ob es möglich sei, die im Gefolge der Kastration auftretenden sogenannten Ausfallserscheinungen durch Transplantation zu vermeiden oder zu beseitigen. Außer dem Ausbleiben der Menses und der sekundären Atrophie der Geschlechtsorgane zeigt sich bei kastrierten Frauen nämlich nicht selten eine gewisse Neigung zu Fettansatz und Störungen auf dem Gebiete des Gefäßnervensystems, dieselben Störungen, welche sich auch bei dem von selbst eintretenden Stillstand der Eierstocktätigkeit am Ende der Fortpflanzungsfähigkeit gelegentlich geltend machen. Diese Ausfallserscheinungen, wie Anfälle von Herzklopfen, plötzlicher Blutandrang zum Kopf, Angstgefühle, Schwindel, plötzliche heftige Schweißausbrüche, Störungen des Schlafes und mancherlei andere nervöse Erscheinungen können manchmal recht lästig sein. Sie wurden in ihrer Bedeutung eine Zeitlang gewaltig überschätzt. Es hat sich schließlich gezeigt, daß sie bei Frauen mit normalen Nervensystem meist rasch, im Verlaufe einiger Monate vorübergehen, wenn sie auch bei operativ hervorgerufener vorzeitiger Menopause oft stärker in die Erscheinung treten als bei den Matronen, bei denen die Eierstockstätigkeit ganz allmählich erlischt und der Organismus daher Zeit hat, sich an den Fortfall der inneren Sekretion zu gewöhnen. Je jünger die Frauen sind, desto stärkere Ausfallserscheinungen werden naturgemäß nach der Kastration auftreten, wirklich ernsthafte und quälende Störungen treten aber nur bei Personen mit labilem Nervensystem, bei Hysterischen oder sonst neuropathisch veranlagten Frauen auf. Da aber diese krankhaften Anlagen in unserer heutigen Frauenwelt ganz außerordentlich verbreitet sind, wird man natürlich die Eierstöcke, wo dies möglich ist, wenigstens zum Teil erhalten. Denn es hat sich gezeigt, daß ein ganz kleiner Rest normalen Eierstocksgewebes genügt, um die Ausfallserscheinungen zu vermeiden. Bei gutartigen Geschwülsten wird eine, wenigstens teilweise Erhaltung meist möglich sein, bei bösartigen Geschwülsten aber nicht und ebenso auch nicht bei schweren entzündlichen Veränderungen oder eitrigen Einschmelzungen beider Eierstöcke. Handelt es sich in diesen Fällen immer um Erkrankungen der Eierstöcke selbst, so wurde die eigentliche Kastration, d. h. die Entfernung gesunder Eierstöcke, früher vielfach auch zu Heilzwecken ausgeführt, und zwar gerade um die innere Sekretion derselben auszuschalten und so die abnorm starke gelegentlich lebensbedrohliche periodische Blutung aus dem durch Geschwülste vergrößerten Uterus zu beseitigen und die Geschwülste zur Schrumpfung zu bringen. Heutzutage entfernt man, wenn man überhaupt operiert, lieber den kranken Uterus und läßt die gesunden Ovarien zurück. Häufiger aber verzichten wir ganz auf

die Operation und beseitigen die innere Sekretion der Ovarien und damit die krankhaften Blutungen dadurch, daß wir die sezernierenden Teile der Eierstöcke mit Röntgenstrahlen zerstören. Wie bei Greisinnen bleiben schließlich nur noch die bindegewebigen Bestandteile des Eierstocks in narbenähnlichem Zustande zurück. Ausfallserscheinungen treten auch hier auf, aber da die Ausschaltung der Eierstöcke ganz ähnlich wie bei der natürlichen Klimax ganz allmählich im Verlaufe von Monaten erfolgt, sind sie meist mild und geben höchstens zur Darreichung innerer Mittel Anlaß.

Umgekehrt ist es gelungen, bei jungen Frauen, die infolge Operation, Krankheit oder mangelhafter Anlage fehlende Ovarialsekretion durch Einpflanzung gesunder Eierstöcke gesunder Frauen herzustellen und so auch beim Menschen den experimentellen Nachweis dieser Sekretion zu erbringen. Morris[9]) pflanzte 1899 in derselben Sitzung, in welcher er die erkrankten Eierstöcke entfernte, Stücke gesunder Eierstöcke einer anderen Frau ein, und erreichte dadurch, daß die Periode bestehen blieb und keine Ausfallserscheinungen auftraten. Da diese aber lange nicht in jedem Falle eintreten, ist diese Beobachtng nicht so beweisend, wie diejenige von Glaß, der 2 Jahre nach Kastration bei starken Ausfallserscheinungen einer 29jährigen Frau den Eierstock einer 17jährigen übertrug und Wiedereintreten der Periode und Verschwinden der Ausfallserscheinungen beobachtete. Morris erreichte noch mehr. Bei einer Patientin von 21 Jahren, welche nach einer vermutlich mit Infektion einhergehenden Frühgeburt 2 Jahre lang keine Periode und schwere Ausfallserscheinungen gehabt hatte, trat nach Entfernung der eigenen und Einpflanzung fremder Eierstöcke nicht nur die regelmäßige Periode, sondern sogar Schwängerung und Geburt eines lebenden, reifen Kindes ein. Die betreffende Frau hatte also ein von einem fremden Stamme aus dem Körper einer anderen Frau herrührendes Kind getragen. Dies ist der einzige bisher bekannte derartige Fall, und da er mit allen sonstigen Erfahrungen in Widerspruch steht, wurde er wohl mit Recht selbst in seinem Ursprungslande Amerika bezweifelt. Unterberger[10]) hebt besonders hervor, daß im Tierexperiment Schwängerung nur innerhalb der ersten 2 Jahre nach Homoioplastik möglich war, während später die transplantierten Ovarien zugrunde gingen. In Morris' und in einem andern angeblich von Dixon beobachteten, aber im Original nicht auffindbaren Fall soll die Schwängerung aber erst 4 und 5 Jahre später eingetreten sein. Wahrscheinlich sind die eigenen Ovarien der Operierten doch nicht vollständig entfernt worden, wie auch in den beiden höchst belangreichen Beobachtungen Cramers[11])

9) E. Pankow, Hegar's Beiträge 12, 1908. Zentralblatt f. G. 1908, Nr. 32.
10) Archiv f. Geb. u. Gyn. Bd. 110, Nov. 1918.
11) Gynäkologische Rundschau 1909.

die bis dahin nicht oder nicht mehr funktionierenden eigenen Ovarien absichtlich zurückgelassen wurden. Unterberger glaubt daher, daß in allen diesen Fällen die überpflanzten Eierstöcke nur eine Zeitlang chemische Stoffe an den Körper abgaben und so die eigenen Ovarien der Trägerinnen entlasteten; diese konnten sich dann weiter entwickeln und später voll funktionstüchtig werden. An dem schönen Erfolge und der Berechtigung dieser Operationen ändert diese Auffassung natürlich nichts.

Cramers Fälle verliefen folgendermaßen:

Bei einer 22jährigen Frau war nach der ersten Geburt eine Atrophie der Eierstöcke und des Uterus und Wegfall der Periode eingetreten. Nach der 2 Jahre später ausgeführten Überpflanzung der Eierstöcke einer osteomalakischen Frau auf die gespaltenen, zurückgelassenen atrophischen Ovarien trat nicht nur eine regelmäßige, 3 Jahre lang beobachtete Periode ein, sondern auch eine Vergrößerung des Uterus von $4^1/_2$ auf 7 cm Länge, wie es der Norm entspricht. Ein zweites Mal gelang es, bei einem 21jährigen Mädchen mit angeborener Aplasie der Eierstöcke, das nie menstruiert hatte, und einen Uterus von nur 4 cm Länge aufwies, durch Überpflanzung anderer ebenfalls einer an Knochenerweichung erkrankten Frau entnommenen Ovarien die Periode hervorzurufen und den Uterus zu einem Wachstum bis zu 6 cm Länge ebenso die vorher sehr kleinen Mamillen zur Vergrößerung zu veranlassen. Durch diese Beobachtungen am Menschen ist in sehr willkommener Weise die durch das Tierexperiment schon bekannte, Ausschlag gebende Rolle bestätigt, welche der Eierstock beim Wachstum, Ernährung und Erhaltung der Gebärmutter innehat.

Weniger erfolgreich war man mit der therapeutischen Verwendung der Autotransplantation der Ovarien. Es gibt Fälle von außerordentlich hartnäckigen, durch keinerlei innere Mittel und auch nicht durch die sonst wirksame Ausschabung der Gebärmutterschleimhaut beeinflußbaren Blutungen aus der Gebärmutter. Wenn man in solchen Fällen auch bei genauester Untersuchung weder an der Gebärmutter noch in ihrer Umgebung, an Eileitern und Eierstöcken, auch nach der Herausnahme der Organe, etwas Krankhaftes auffinden kann, so liegt es nahe, eine rein funktionelle Störung anzunehmen, deren Sitz die einen in der Uterusmuskulatur, viele im Eierstock annehmen und zwar in einer übermäßigen oder krankhaft veränderten inneren Sekretion des anatomisch und histologisch nicht nachweislich veränderten Organes, also in einer Hyperfunktion oder einer Dysfunktion. In solchen Fällen hat man die Autotransplantation versucht in der Annahme, daß durch den vollständigen Wachstums- und Ernährungsumschwung, der damit verbunden ist, vielleicht auch eine Änderung des funktionellen Einflusses auf die Periode bedingt sein könnte (Pankow). Der Erfolg war meistens

der, daß eine Zeitlang die Blutungen aufhörten oder schwächer wurden, dann aber in alter oder noch vermehrter Stärke zurückkehrten, was eigentlich ganz verständlich ist. In der Zeit der mangelhaften Ernährung und teilweisen Rückbildung der überpflanzten Eierstöcke sonderten sie nichts ins Blut ab, sobald aber die neuen Gefäßverbindungen wieder hergestellt waren, begannen die Eierstöcke ihre Tätigkeit wieder, auf die im allgemeinen die Größe des funktionierenden Eierstocksgewebes keinen Einfluß hat. Die gelegentliche Verstärkung dieser Blutungen erklärt sich daraus, daß der normale Ablauf der Follikelreifung, Entleerung und Rückbildung an dem neuen Einpflanzungsorte leicht Störungen unterliegt, und mit diesen Vorgängen hängt die Entwicklung der sezernierenden Bestandteile zusammen. Behält Aschner[12]) mit seiner Auffassung, die ich allerdings nicht teile, Recht, daß nämlich die ovariellen Funktionsstörungen auf konstitutioneller, also angeborener Grundlage beruhen, dann wäre ja von solchen autoplastischen Heilungsversuchen von vorneherein nichts zu erwarten. Denselben Mißerfolg hatte Pankow bei Knochenerweichung, einer Erkrankung, die, wie wir noch hören werden, innige Beziehungen zur Eierstocksfunktion hat und in etwa 87 % der Fälle durch Kastration geheilt wird. Pankow entfernte bei einer 3 Jahre osteomalakischen Patientin die Eierstöcke und versenkte sie sofort wieder zwischen Blase und Uterus unter das Bauchfell. Nach dreimonatlicher erheblicher Besserung traten mit den Menses zugleich wieder osteomalakische Beschwerden ein, und schließlich mußten nach 3 Jahren die Ovarien wieder entfernt werden, worauf Heilung eintrat.

Wir haben in diesen Beobachtungen am Menschen außer den Wirkungen der inneren Sekretion des Ovariums auf die Geschlechtsorgane drei neue, den Genitalien nicht angehörige Wirkungsbereiche derselben kennen gelernt, nämlich den Stoffwechsel, das Gefäßnervensystem und die Knochen. Daß nach der Kastration in vielen Fällen eine Vermehrung des Fettansatzes stattfindet, ist eine nicht zu bestreitende Tatsache, wenn sie auch bei den zu Heilzwecken kastrierten Frauen keineswegs so regelmäßig eintrifft, wie gemeinhin angenommen wird, nämlich nur in 30—40 % der Fälle[13]). In den wenigen bekannten Fällen von Kastration weiblicher Kinder ist es nicht zu der bei jugendlichen männlichen Kastraten als Regel geltenden Fettbildung gekommen. Es ist daher zweifelhaft, ob die innere Sekretion des Ovariums die Oxydationsvorgänge im Körper wirklich direkt beeinflußt. Es wäre möglich, daß die in der Fettleibigkeit zum Ausdruck kommende Herabsetzung der Verbrennungsvorgänge im Körper nicht die unmittelbare Wirkung des Keim-

12) Aschner, Die Blutdrüsenerkrankungen des Weibes, Wiesbaden 1918.
13) Alterthum, Hegar's Beiträge 2, 1899.

drüsenausfalls ist, sondern bloß einer verminderten Lebhaftigkeit und Beweglichkeit der Kastrierten ihre Entstehung verdankt. Es werden ja auch nicht alle Matronen fettreich, sondern mindestens ebensoviele erfreuen sich einer besonders ausgeprägten Magerkeit.

Dagegen haben die auf dem Gebiete des Gefäßnervensystems liegenden Ausfallserscheinungen experimentell eine befriedigende Erklärung erfahren. Cristofoletti[14]) hat durch Tierversuch und durch Untersuchungen von Frauen vor und nach der Kastration nachgewiesen, daß nach dem Ausfall der Ovarien die Wirkung einer anderen Blutdrüse, der Nebenniere sehr erheblich verstärkt ist. Das Sekret derselben, das Adrenalin, bewirkt aber eine starke Blutdrucksteigerung, auf welche normalerweise das Ovarialsekret hemmend einwirkt. Wir haben hier ein sehr schönes Beispiel des Ineinandergreifens und der häufig auftretenden antagonistischen Wirkung verschiedener Blutdrüsen vor uns. Es ist wahrscheinlich, daß eine ganze Reihe von Krankheiten gerade auf eine Störung im Gleichgewicht zwischen der Funktion zweier oder auch mehrerer Blutdrüsen, wie z. B. Schilddrüse, Nebenniere, Eierstock, Nebenschilddrüse, Hypophyse beruht. In unserem besonderen Fall ist es verständlich, daß nach Wegfall der Eierstocksekretion, sei es nun durch die natürliche Klimax oder durch Kastration, die Nebenniere nunmehr ungehemmt übermäßig wirkt, wodurch die Blutdrucksteigerung, die Wallungen und Schwindelgefühle bei den Betroffenen hervorgerufen werden. Schickele[15]) gelang es dann, durch Auspressen aus frischen menschlichen und tierischen Eierstöcken Säfte zu gewinnen, welche bei Injektion blutdruckherabsetzend und gefäßerweiternd wirkten, deren Wirkung aber durch gleichzeitige Anwendung von Adrenalin wieder aufgehoben wurden. Damit waren Cristofoletti's Ergebnisse auf einem anderen Wege bestätigt. Dieselben Säfte wirkten aber auch gerinnungshemmend, und sie konnten außer im Ovarium auch aus der Uterusschleimhaut gewonnen werden, nicht aber aus anderen Körperorganen. So ist das Auftreten der Menstruationsblutung durch chemische Einflüsse erklärbar. Die im Eierstock entstehenden Stoffe werden in der Uterusschleimhaut verankert und aufgespeichert, bis sie zur Auslösung der Periode genügen, d. h. bis sie eine so starke Erweiterung der Gefäße und Stagnation des Blutes in denselben herbeigeführt haben, daß diese zerreißen. Dann ist die Periode ausgelöst und da die gerinnungshemmende Komponente die sofortige Blutstillung trotz der kapillaren Beschaffenheit der zerrissenen Gefäße verhindert, hält sie an, bis die betreffenden Stoffe aus der Schleimhaut ausgeschwemmt sind. Auch im Menstrualblut sind diese Stoffe nach-

14) Gynäkologische Rundschau 5, 1911.
15) Archiv f. Gyn. 97, 1912. Biol. chemische Zeitschrift 38, 1912.

weisbar, nicht im übrigen Körperblut. Da sie sich schon im jugendlichen Eierstock finden, nicht aber im senilen, der seine Tätigkeit eingestellt hat, so müssen sie in dem die wachsenden Eier begleitenden charakteristischen Gewebe ihre Ursprungsstätten haben.

Endlich wurde die Anwesenheit und spezifische Wirksamkeit solcher Stoffe in den Eierstöcken von Schicksele, Seitz[16]) und anderen dadurch nachgewiesen, daß die Preßsäfte oder verschieden hergestellte Extrakte bei jugendlichen oder kastrierten Tieren, Hunden und Kaninchen, unter die Haut oder in die Blutbahn eingespritzt, starke Hyperämie der äußeren Genitalien, Schwellungen der Bindehaut, Nasen-, und Rachenschleimhaut wie bei der natürlichen Brunst und Wachstumssteigerungen des Uterus hervorriefen. Einzelne der enthaltenen Stoffe wurden sogar schon chemisch rein dargestellt und wie die Gesamtextrakte oder Säfte selbst zu Heilzwecken angewandt. So konnte Seitz einige Male bei amenorrhoischen Mädchen die Periode durch fortgesetzte Darreichung solcher Substanzen hervorrufen. Oft wurden sie freilich auch vergeblich angewandt und auch bei Ausfallserscheinungen sind die Erfolge wechselnd. Wir können eben nur von Tieren gewonnene Präparate benützen und daß diese bei einer fremden Gattung, dem Menschen angewandt nicht so sicher und regelmäßig wirken können ist eigentlich selbstverständlich nach dem, was über den Abbau körperfremden Materials im lebenden Organismus früher gesagt wurde.

Praktisch recht erhebliches Interesse hat endlich der Einfluß der Eierstockssekrete auf die Knochenbildung. Bei wachsenden jugendlichen Individuen üben sie, wie Sellheim[17]) gezeigt hat, einen hemmenden Einfluß auf die Knochenbildung aus. Die Verknöcherung der knorpeligen Skelettabschnitte insbesondere der sogenannten Epiphysenscheiben an den Gliedmaßen und der Knochennähte wird nach der Kastration junger Tiere erheblich verzögert. An diesen Stellen findet das normale Wachstum statt, so daß dieses also bei Kastrierten länger anhält als in der Norm. Die Folgen sind beträchtliche Veränderungen in den Maßverhältnissen der Gliedmaßen, des Schädels und des Beckens. Auch bei weiblichen Kastraten in jungen Jahren scheint das verstärkte Längenwachstum zu bestehen, das von jugendlichen männlichen Kastraten von alters her bekannt ist. Aus dem Tierkreis ist dies für die Kühe, Schafe und Hündinnen festgestellt. Dafür, daß die Sekrete des Ovariums eine Hemmung der Kalkablagerung und daher der Knochenbildung bewirken, sprechen auch Versuche Taniguchi's[18]), welcher Kaninchenweibchen zu ihren schon vorhandenen Ovarien solche schwester-

16) Münchener med. Wochenschrift 1914, Nr. 30 u. 31.
17) Hegar's Beiträge 2, 1899.
18) Archiv f. Gyn. 1914 (ohne Namen veröffentlicht s. Aschner).

licher Tiere hinzu überpflanzte; die Folge war eine beträchtliche Verminderung des Kalkgehalts der Knochen. Auch bei Zufuhr von Eierstocksextrakten wurde von Neumann[19]) und Vas ein gesteigerter Verlust an Phosphor und Calcium festgestellt. Die vergleichenden Stoffwechseluntersuchungen bei Kastrierten und Nichtkastrierten haben allerdings bis jetzt zu ganz eindeutigen Ergebnissen nicht geführt, doch fand Matthes[20]) eine Verminderung der Kalk-Magnesia und Phosphorausfuhr im Harn nach Entfernung der Eierstöcke und durch Zufuhr getrockneter Ovarialsubstanz konnte er die Ausfuhr dieser für die Knochenbildung wichtigsten Mineralien steigern, deren Stoffwechsel also stark durch die innere Sekretion die Eierstöcke beeinflußt wird. In überraschender und oft geradezu wunderbar anmutender Weise wird aber die Beziehung des Eierstockes zum Knochensystem vor Augen geführt, durch die von Fehling entdeckte Heilung der Osteomalakie durch die Kastration, welche wie bereits erwähnt, in nicht zu weit fortgeschrittenen Fällen in 87% der Fälle von Erfolg begleitet ist. Das Charakteristische der Knochenerweichung ist aber, daß die Knochen ihre Kalksalze verlieren, während die Markräume stark an Ausdehnung zunehmen, so daß die Knochen ganz weich und biegsam oder brüchig werden. Für uns Geburtshelfer wird sie besonders wichtig, weil sie am allerhäufigsten bei schwangeren Frauen auftritt und zu weitgehender Verunstaltung und Verengung des Beckens führt, so daß häufig der Kaiserschnitt ausgeführt werden muß. Es ist sicher, daß für ihre Entstehung bei den Schwangeren die nötige Kalkabgabe an die wachsende Frucht ausschlaggebend ist, aber sie kommt ausnahmsweise auch bei Jungfrauen vor, und schreitet bei einmal erkrankten Müttern oft auch nach der Geburt unaufhaltsam fort. In beiden Fällen wirkt die Kastration heilend. Die oft außerordentlich hochgradige Schmerzhaftigkeit bei jeder Bewegung schwindet oft innerhalb weniger Tage, die Knochen werden in verhältnismäßig kurzer Zeit wieder fest und die vorher vollständig bettlägerigen Kranken werden vollständig arbeitsfähig und gesund. Der Fortfall der Eierstockshormone — so werden die von einem Körperorgan gelieferten chemischen Stoffe genannt, welche an anderen Körperstellen eine Wirkung ausüben — ermöglicht also die heilende Wiederablagerung von Phosphor, Kalk und Magnesiumsalzen zur Neubildung des Knochengewebes. Kein Wunder, daß man die Ursache der Erkrankung im Eierstock sucht.

Fehling nahm ursprünglich an, daß es infolge krankhafter Veränderungen der Eierstöcke zu einer Reizung der dort befindlichen Nervenendigungen komme, welche reflektorisch zu einer Erweiterung der Blutgefäße im Knochen führen sollte, so daß hier

19) Monatsschrift 15, 1902.
20) Monatsschrift 18, 1903.

eine Stagnation des Blutes und eine vermehrte Auflösung der Knochensalze durch die Kohlensäure oder andere Säuren im Blute stattfindet. Die Osteomalakie wäre also eine reflektorische Angioneurose des Knochens. Geradeso wie die Pflüger'sche Theorie der Menstruation mußte diese Auffassung hinfällig werden durch den von Pankow erbrachten Nachweis, daß auch nach vollständiger Unterbrechung der Nervenbahnen durch Transplantation der Eierstöcke die Einwirkung auf die Knochen bestehen blieb. Ein meiner Meinung nach sehr schwerwiegendes Hindernis für die Anerkennung der Fehling'schen Auffassung ist der Umstand, daß charakteristische Veränderungen an den Eierstöcken osteomalakischer Frauen, die in großer Anzahl untersucht wurden, niemals gefunden werden konnten. Da aber die heilende Wirkung bei Eierstocksentfernung feststeht, mußte man in erster Linie an ein Übermaß ihrer inneren Sekretion denken und eine solche Hyperfunktion als Grundursache der Osteomalakie nehmen in der Tat viele, auch die neuesten Autoren an. Aber abgesehen von den anatomischen Befunden sprechen auch die klinischen Erfahrungen nicht dafür. Die Ovarien werden selten hypertrophisch, im Gegenteil meist atrophisch gefunden und der Mangel der sezernierenden Elemente und der Eier ist sogar in sehr vielen Fällen das Auffallendste. Umgekehrt wurde bei einer anderen Erkrankung, der Blasenmole, oft die Bildung fast faustgroßer Geschwülste der Eierstöcke beobachtet, welche durch eine ungeheure Vermehrung gerade der als die Quelle der inneren Sekretion in Betracht kommenden Gewebsbestandteile zustande kommt. Und doch hat man bei Blasenmole und bei dem mit denselben Wucherungen im Eierstock einhergehenden Chorioepitheliom malignum, einer bösartigen Geschwulst des Uterus, niemals Osteomalakie gesehen. Bei einer von mir selbst[21]) während der Schwangerschaft mit Erfolg operierten Frau fand sich keinerlei Abweichung von der Norm im histologischen Bilde des Eierstocks, auch nicht an den von anderer Seite beschuldigten Thekaluteinzellen.

Will man also eine primäre Erkrankung des Eierstocks annehmen, so muß man schon eine Dysfunktion annehmen, die Lieferung eines krankhaften, oder krankhaft wirkenden Sekretes durch eine anatomisch und histologisch normale Drüse, eine Annahme, die entschieden etwas gezwungenes an sich hat, die aber auch durch die oben erwähnten Versuche Cramer's widerlegt wird. Denn die Frauen, denen er die osteomalakischen Eierstöcke einpflanzte, erkrankten nicht an Osteomalakie, obwohl die verpflanzten Organe bei jahrelanger Beobachtung funktionierten. Die Beseitigung einer Hyperfunktion durch die Transplantation könnte man sich allen-

21) Verhandlungen der 15. Versammlung der deutschen Gesellsch. f. Gynäk., Halle 1913.

falls noch vorstellen, obwohl die oben erwähnten Versuche Pankow's auch dagegen sprechen. Aber wie eine Zellart, die ein abnormes Sekret absondert, durch die Überpflanzung so umgestimmt werden sollte, daß sie nunmehr normale Sekrete liefert, das können wir uns nicht vorstellen und das würde auch allen unseren Erfahrungen in der Pathologie widersprechen. So sprechen also die Transplantationsversuche gegen die Schuld der Ovarien überhaupt und auch der Pankow'sche Versuch mit der Autoplastik osteomalakischer Ovarien ändert daran nichts, wie wir noch sehen werden.

Der neueste Bearbeiter, Nägeli[22]), stellte allerdings erst vor wenigen Wochen die Osteomalakie wieder als eine Hyperfunktion der Ovarien hin. Durch die in abnormer Masse gelieferten Eierstockshormone soll das Knochenmark zu einer krankhaften Wucherung gereizt werden, welche die Schmerzhaftigkeit, die abnorme Resorption der Knochensalze und die Erweichung herbeiführt. Freilich nimmt er auch eine Mitwirkung anderer innerer Drüsen an, namentlich der Nebenniere. Da es gelungen ist, in einem gewissen, allerdings viel geringeren Prozentsatz, nämlich 24%, durch Injektion des Nebennierenextraktes die Osteomalakie auch ohne Kastration zu heilen, so kann man auch eine Hypofunktion der Nebenniere beschuldigen, was in der Tat auch geschehen ist. Wenn wir uns erinnern, daß die Ovarialextrakte eine gefäßerweiternde, das Adrenalin eine gefäßverengernde Wirkung hat, so können wir ihren entgegengesetzten Einfluß auf die osteomalakischen Knochen wohl verstehen und eine Störung in der normalen Wechselwirkung zwischen beiden, vielleicht auch noch anderer endokriner Drüsen könnte sehr wohl Ursache der Osteomalakie sein. Daß dabei das Ovarium primär erkrankt, daß überhaupt eine Hyper- oder Dysfunktion desselben vorliegt, scheint mir aber noch keineswegs erwiesen, ja, wie schon angedeutet, mit vielen in der Gynäkologie festgelegten Tatsachen in Widerspruch zu stehen, welche der Internist Nägeli bei Aufstellung seiner Hypothese nicht berücksichtigt hat. Die Heilung der Osteomalakie durch die Kastration, die einzig wirklich feststehende Tatsache, auf welche Nägeli und andere Verfechter einer primären Erkrankung der Ovarien bauen können, ist auch bei vollständig normaler Funktion der Eierstöcke denkbar. Ihre der normalen Knochenbildung und Erhaltung abträgige Wirkung könnte sich in durchaus normalen Grenzen bewegen und trotzdem ihre Ausschaltung zur Heilung der Osteomalakie führen, indem infolge Wegfalls der Ovarialsekrete die antagonistisch wirkenden, vielleicht primär in ihrer Menge und Wirkung herabgesetzten Hormone anderer Organe, z. B. der Nebenniere, die Oberherrschaft gewinnen und wieder zu genügender, zur Heilung führender Wirk-

22) Münchener med. Wochenschrift 1917, 47; 1918, Nr. 21, 22, 23.

samkeit kommen könnten. Ja die Heilwirkung der Kastration wäre sogar denkbar, wenn Knochen und Knochenmark selbst primär erkrankt wären, — womit nebenbei bemerkt vieles von den sehr beachtenswerten Mitteilungen Nägeli's wohl vereinbar wäre — oder infolge einer allgemeinen Stoffwechselstörung nicht genügend mit den Knochenmineralien versehen werden könnten. Und gerade darauf deuten viele von Nägeli und anderen ebenfalls vernachlässigte Tatsachen im Krankheitsbilde der Osteomalakie hin. So vor allem das vorwiegende Vorkommen in der Schwangerschaft. Nichts spricht dafür, daß bei den Schwangeren, die an Osteomalakie erkranken, die Sekretion der Eierstöcke während der Schwangerschaft sich anders verhält, als bei der ungeheuren Mehrzahl gesunder Schwangerer und in der höchsten Blütezeit der Osteomalakie, gegen Ende der Schwangerschaft, sind die Ovarien meist zu ganz unscheinbaren, fast atrophischen Gebilden herabgesunken, wie ich aus zahlreichen eigenen Beobachtungen bei Kaiserschnitten weiß und zwar bei Osteomalakischen noch mehr als sonst. Hierher gehört ferner die eigentümliche regionale Verteilung der Osteomalakie, die in manchen Gegenden, wie in den Seitentälern des Rheins, im Olonatal bei Mailand, in manchen Gegenden Japans endemisch, in anderen Gegenden, wie z. B. der ganzen norddeutschen Tiefebene so gut wie unbekannt ist. Auch die Ernährung hat einen gewissen Einfluß; so war die Osteomalakie z. B. in Gummersbach in früheren Zeiten häufig, jetzt ist sie mit der sozialen Hebung und besseren Ernährung der ganzen Bevölkerung so gut wie verschwunden. Ich habe zurzeit eine Frau in Beobachtung, welche in ihrer letzten Schwangerschaft an Osteomalakie erkrankte, nach der Entbindung genaß und jetzt ohne erneute Schwangerschaft nur infolge ihrer stark herabgesetzten Ernährung an einem Rückfall litt. Die bei ihr entfernten Ovarien waren klein, enthielten kein Corpus luteum und nur Andeutungen von Thekaluteinzellen. Auch bei Tieren kommt die Osteomalakie endemisch vor und man konnte sie bei Rindvieh experimentell erzeugen durch Fütterung mit Heu, das ungewöhnlich arm an phosphorsauren Salzen war, wie auf der Insel Schütt in der Donau[23]). Nach künstlichem Zusatz von phosphorsaurem Kalk trat Heilung ein, wie auch viele Fälle bei Frauen allein durch die Darreichung von Phosphorsäure geheilt werden. Alle diese Tatsachen sind mit der Annahme einer primären Erkrankung des Eierstocks kaum vereinbar, wohl aber mit der Annahme einer von Gelpke[24]) schon 1891 in Betracht gezogenen mangelhaften Fixierung der Knochensalze und geringeren Widerstandsfähigkeit der Knochen, so daß diese der Wirkung der normalen

23) v. Velitz, Ungarisches Archiv f. Medizin, 1893.
24) Gelpke, Die Osteomalakie im Ergolztale, Basel 1891.

Eierstocksekrete nicht standhalten, besonders bei besonderer Anspannung des Kalkstoffwechsels wie in der Schwangerschaft, nach Wegfall der Eierstocksekrete aber in der Norm verharren oder zu ihr zurückkehren könnten.

Auf ebenso schwachen Füßen, wie die Annahme, daß die Osteomalakie einer primären Hyperfunktion der Ovarien ihre Entstehung verdanke, scheint mir die von namhaften Internisten, wie von Noorden und Nägeli, vertretene Hypothese zu stehen, daß die Chlorose auf einer Hyperfunktion der Ovarien beruhe. Doch soll hierauf nicht mehr eingegangen werden.

Als Quelle der inneren Sekretion des Eierstocks kommen im wesentlichen in Betracht der Follikelapparat und seine Abkömmlinge, das Corpus luteum und die aus der Theka interna geplatzter und nicht geplatzter Follikel hervorgehenden Thekaluteinzellen, deren Gesamtheit man neuerdings als interstitielle Eierstocksdrüse oder Pubertätsdrüse (Steinach) bezeichnet hat. Diese beiden letzteren Bestandteile scheinen sich in der Tierreihe und in den verschiedenen Lebensabschnitten einer Gattung, besonders auch des Menschen zeitlich und funktionell weitgehend abzulösen und zu vertreten. Ihre Wirkung ist wohl identisch, und es ist nicht wahrscheinlich, daß sich ihre Produkte voneinander trennen lassen. Wohl aber ist es denkbar, daß das wachsende, das Ei noch enthaltende Graaf'sche Follikel andere Stoffe absondert, als das ausgebildete Corpus luteum, oder das junge, wachsende Corpus luteum andere, als das in Rückbildung begriffene. In der Tat wollen Seitz und seine Mitarbeiter aus dem ersteren eine die Blutung verstärkende, aus letzterem eine die Blutung hemmende Substanz dargestellt haben. Andere wieder nehmen an, daß der Graaf'sche Follikel die Substanzen hervorbringt, welche die Periode hervorrufen, das Corpus luteum solche, welche sie aufhören machen. Als klinischer Beweis hierfür wurde der Umstand herangezogen, daß man mitunter bei protahierten Blutungen aus dem Uterus, die man auf den Eierstock zurückführen zu müssen glaubte und deshalb mit Entfernung oder Resektion desselben behandelte, die Ovarien im Zustande der kleincystischen Degeneration fand, d. h. durchsetzt von vergrößerten Follikeln, welche nicht zu rechter Zeit geplatzt waren, so dass die Bildung von Corporibus luteis unterblieben war. Da man jedoch den gleichen Zustand der Ovarien sehr häufig auch ohne Blutungen, ja sogar bei vollständiger Amenorrhoe, z. B. der bekannten Kriegsamenorrhoe, gefunden hat, so können diese Befunde nicht als beweisend anerkannt werden und muß die Klärung dieser Fragen weiterer Forschung überlassen bleiben.

Über weifsrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit.

Von **Ernst Küster** in Bonn.

Mit 27 Abbildungen im Text.

Die große Schar von Gewächsen, die der Gartenliebhaber ihres „bunten" Laubes wegen schätzt und als panaschiert zu bezeichnen pflegt, stellt eine in jeder Beziehung höchst ungleichartige Genossenschaft von Pflanzen dar: die panaschierten Pflanzen unterscheiden sich voneinander nicht nur hinsichtlich der Farbentöne, die an ihrem Laub mosaikartig nebeneinander gestellt erscheinen, nicht nur durch die Verteilung der ihnen eigenen Farben auf die Sprosse und Blätter, sondern auch — und diese Punkte beschäftigen den an dem Panaschierungsphänomen wissenschaftlich Interessierten in erster Linie — hinsichtlich der Entwicklungsgeschichte und der Ätiologie der Buntblättrigkeit.

Eine Einteilung der verschiedenen Formen der Panaschierung habe ich 1916 zu geben versucht[1]).

In zwei Hauptgruppen habe ich diejenigen Fälle vereinigt, welche entweder Grün und Blaß in scharf abgegrenzten Feldern nebeneinander zeigen — oder welche zwischen normal ergrünten und blassen Anteilen nur unscharfe Grenzen erkennen lassen.

Wir werden uns in den nachfolgenden Erörterungen fast ausschließlich mit Panaschierungen der ersten Gruppe beschäftigen.

Bei ihnen werden nach der Verteilung der grünen und blassen Spreitenanteile folgende Untergruppen zu unterscheiden sein:

1. Marginate Panaschierung, d. h. diejenige Form der Buntblättrigkeit, bei welcher normal grüne Blätter weiße oder gelbe Ränder aufweisen,

2. sektoriale Panaschierung, bei der die weiße und grüne Farbe sektorenweise über Blätter oder Sprosse sich verteilt zeigen, und

3. marmorierte und pulverulente Panaschierung: eine Blattspreite erscheint als mehr oder minder unregelmäßig zusammengesetztes Mosaik grüner und weißer Areale. Sind diese verhältnismäßig groß, so liegt marmorierte Panaschierung vor; sind sie klein, und geben sie der Spreite das Aussehen einer in Grün ausgeführten „Spritzarbeit", so liegt pulverulente Panaschierung vor.

Die nachfolgenden Betrachtungen gelten in erster Linie den marginaten Panaschierungen: „Albomarginate" Kräuter und Holzpflanzen, d. h. solche, deren Blätter einen mehr oder minder breiten, regelmäßig oder unregelmäßig geformten, weißen oder gelben Rand aufweisen („varietates foliis argenteo- vel aureo-marginatis"), werden

1) Küster, E. Pathologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl., 1916, p. 9 ff.

in unseren Gärten gern kultiviert. Nur selten sieht man in der freien Natur spontan ein albomarginates Exemplar auftreten. Wir werden uns daher hauptsächlich mit den aus Ziergärten und Baumschulen bekannten Panaschierungen zu beschäftigen haben.

I. Vier Typen der marginaten Panaschierung.

Auch dann, wenn wir gemäß unserer Aufgabe diejenigen weißrandigen Spielarten, die wegen der unscharfen Grenze ihres blassen Spreitenrandes zu der ersten Hauptgruppe der Panaschierungserscheinungen gehören, unberücksichtigt lassen, bleiben innerhalb der Gruppe der albomarginaten Gewächse noch viele Mannigfaltigkeiten zu unterscheiden: die Unterschiede sind einerseits morphologischer Art und beziehen sich auf die Verteilung grüner und blasser Areale über die Blattspreite — andererseits kommen sie in der anatomischen Struktur der Blattquerschnittsbilder zum Ausdruck.

Folgende Typen sind zu unterscheiden:

1. Typus des *Pelargonium zonale*.

Wir beginnen mit demjenigen Gewächs, dessen albomarginaten Formen durch die Untersuchungen Baur's besonderes Interesse gesichert worden ist[2]).

Die weißrandigen Spielarten des *Pelargonium zonale* sind untereinander sehr verschieden, und selbst an den Sprossen eines Individuums und an den Blättern des nämlichen Sprosses lassen sich allerhand Unterschiede feststellen. Im großen und ganzen wiederholt sich immer folgendes Bild: ein weißer Rand wechselnder Breite umrahmt die ganze Spreite. Die weiße Zone dringt stellenweise in Form schmaler Keile, die der Richtung der Hauptnerven des Blattes folgen, mehr oder minder tief in sein Inneres ein. Auch dann, wenn solche Keile fehlen, ist die Grenze zwischen den grünen und weißen Anteilen des Blattes eine sehr unregelmäßig gekerbte oder gebuchtete Linie, deren Verlauf keine Gesetzmäßigkeit erkennen läßt, niemals aber äquidistant zum Blattrand streicht.

An der Grenze der grünen und weißen Anteile bemerkt man sehr häufig Areale von mattgrüner Färbung: die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die normal grünen Anteile des Mesophylls an der Peripherie des grünen Spreitenteils in treppenförmig gebildetem, oft recht kompliziert sich abstufendem Profil ihr Ende nehmen (Fig. 1): je mehr farblose Mesophyllschichten die grünen Anteile überlagern, um so matter erscheint das betreffende Areal. Zu dieser am Rand der grünen Spreitenteile wahrnehmbaren Abstufung kommt als weitere Komplikation hinzu, daß auch die mattgrünen Partien

2) Baur, E. Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „varietates albomarginatae hort." von *Pelargonium zonale* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, Bd. 1, p. 330).

als schmale Sektoren bis ins Innere der Spreite, bis zum Anheftungspunkt des Stieles vordringen können, und daß ferner inmitten dunkelgrüner Flächen inselförmige Einsprengsel mattgrüner Färbung erscheinen — und umgekehrt relativ dunkel gefärbte grüne Inseln auf hellerem mattgrünem Feld sich zeigen können. Solche Varianten in der Verteilung der Farben und Farbtöne finden sich zwar nicht an jedem Blatte, aber doch fast an jedem Sprosse kräftig grünender Individuen.

Von weiteren Varianten wird später noch zu sprechen sein.

Baur hat in seiner zitierten Abhandlung über die albomarginaten Spielarten des Pelargonium über die Anatomie der panaschierten Blätter eingehend berichtet und vor allem festgestellt, „daß nicht bloß der Blattrand aus Zellen mit farblosen Chromatophoren aufgebaut ist, sondern die ganze Pflanze, Blatt, Blattstiel und Stamm stecken quasi in einer farblosen Haut ... Die peripheren zwei bis drei Zellagen, die sonst, bei rein grünblätterigen

Fig. 1. Verschiedenartige Abstufungen des grünen Gewebes am Blattrand albomarginater Blätter von *Pelargonium zonale*. — Vgl. Anm. 4. auf S. 603.

Pflanzen (natürlich mit Ausnahme der Epidermiszellen) grüne, chlorophyllhaltige Chromatophoren führen, sind bei diesen Weißrandpflanzen überall, auch in den scheinbar grünen Teilen farblos“ [3]). Diese Verhältnisse sind auch in den schematischen Darstellungen von Fig. 1 zum Ausdruck gebracht [4]).

Schon in sehr jugendlichen Blättern läßt sich die chlorophyllarme oder chlorophyllfreie „Haut“, in der der normal-grüne Kern der Pflanze steckt, leicht erkennen. Baur nimmt an, daß ein solcher Unterschied auch am Vegetationspunkt selbst schon besteht, wenn er auch der unmittelbaren Beobachtung nicht zugänglich ist; der Vegetationspunkt bestehe also aus zweierlei Gewebesorten: der äußere Mantel liefert albikate, der innere Anteil liefert lauter normalgrüne Mesophyllzellen.

Wie Baur bereits beschrieben und abgebildet hat [5]), treten hie und da Anomalien auf, die dem bisher Mitgeteilten sich schlecht einzuordnen scheinen: an weißrandigen Exemplaren findet man gelegentlich Blätter, welche besonders dunkelgrün gefärbte Teile aufweisen.

3) Baur. 1909, a. a. O., p. 334.

4) In diesen und ähnlichen Darstellungen im folgenden ist nur das farblose und das grüne Mesophyll, nicht die Epidermis zur Anschauung gebracht.

5) Baur. 1909, a. a. O., p. 345 und Fig. 18.

Diese reichen meist bis an den Rand der Spreite, so daß dieser stellenweiße der weiße Saum abgeht. Fig. 2 zeigt zwei panaschierte

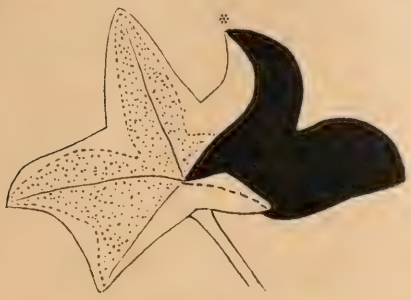


Fig. 2 a.

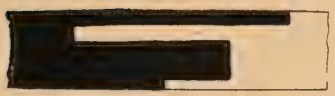


Fig. 2 b.

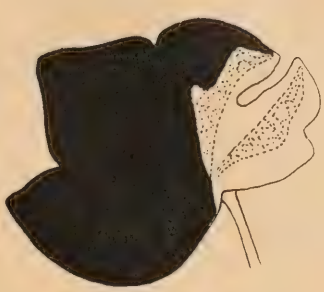


Fig. 2 c.

Fig. 2. Marginate Blätter mit tiefgrünen, nicht gerandeten Anteilen (*Pelargonium peltatum*). a: Oberseite eines Blattes: der tiefgrüne Anteil umfaßt $1^1/_2$ Blattzipfel. Die gestrichelte Linie (rechts unten) zeigt den Verlauf der Grenze Grün-Weiß auf der Blattunterseite. b: Profil der Grenze Grün-Weiß an der mit * bezeichneten Stelle von a (keine farblose subepidermale Mesophyllschicht!). c: Ähnliches Blatt mit größerem tiefgrünem Areal. Beide Blätter stark asymmetrisch; die grüne Hälfte ist stets die geförderte. a u. c $^3/_4$ d. nat. Gr.

Blätter von *P. peltatum*, deren Grün-Weiß-Verteilung offenbar dem von Baur abgebildeten Fall im wesentlichen entspricht.

Die nächste Figur (Fig. 3) zeigt ein mit tiefgrünem bis zum Blattrand durchgehenden Sektor ausgestattetes Blatt von seiner Unter-

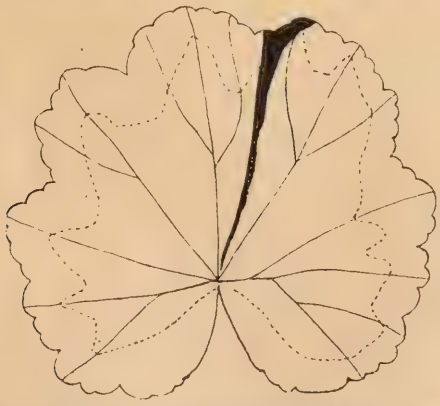


Fig. 3. Marginates Blatt mit tiefgrünem Sektor; die Unterseite des Blattes ist dargestellt. Die Grenze des weißen Randes ist durch punktierte Linien erkennbar gemacht (*Pelargonium zonale*).

seite: die Form des Sektors ist auf beiden Seiten der Spreite verschieden; auf der Unterseite hebt sie sich mit stärkerem Farbenkontrast von der Nachbarschaft ab als auf der Oberseite.

Schließlich stellt Fig. 4 einige ausgewählte Fälle tiefgrüner Flecken auf den Spreiten von „Mme Salleray" zusammen: Lage,

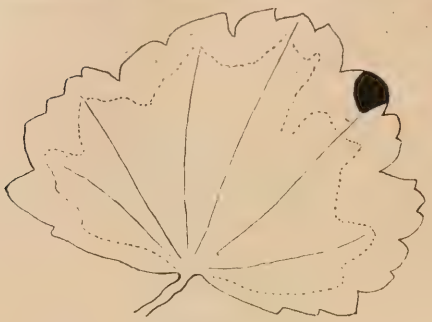


Fig. 4 a.

Fig. 4 b.

Fig. 4 a.

Fig. 4 b.

Fig. 4 c.

Fig. 4 c.

Fig. 4. Tiefgrüne Randflecken an albomarginaten Blättern (*Pelargonium zonale*). Dazu schematische Profilbilder. Erklärung im Text. a und b $^2/_3$ d. nat Gr., c nat. Gr.

Größe und Form der tiefgrünen Areale wechseln, desgleichen ihre anatomische Struktur, von der später noch zu sprechen sein wird.

Sind die tiefgrünen Flecke ansehnlich groß, oder liegen sie am Blattrand oder gar an diesem inmitten farblosen Gewebes, so sind sie leicht aufzufinden. Seltener als solche vermochte ich diejenigen tiefgrünen Anteile aufzuspüren, die als kleine Einsprengsel inmitten der mattgrünen inneren Teile der Spreite liegen.

Überall da, wo sich dem Auge tiefgrüne Blattfärbung zeigt, reicht die normal ergrünte Mesophyllmasse bis zur Epidermis, wird also von dieser nicht durch die vorhin erwähnte farblose Mesophyll-

schicht getrennt[6]). Nicht immer aber reicht das tiefgrüne Gewebe auf beiden Seiten bis zur Epidermis. Bei Fig. 4a ist ein Fall dargestellt, in welchem — wie das Querschnittschema klar macht — am Rand des Blattes allerdings sämtliche Schichten des Mesophylls normal grün sind; an der Grenze von Grün und Weiß macht sich eine Profilierung bemerkbar, wie sie auch an der Grenze des üblichen mattgrünen Binnenfeldes der Pelargonienblätter häufig ist. Fig. 4b zeigt ein tiefgrünes Randfeld, das nur blattoberseits die denkbar dunkelste Schattierung der grünen Laubfarbe erreicht; denn blattunterseits liegen — vom äußersten Rande abgesehen — zwei Schichten farblosen Mesophylls. Bei dem dritten Fall schließlich (Fig. 4c) beschränkt sich die grüne Farbe auf die beiden unter der oberen Epidermis liegenden Zellenschichten; der schematische Querschnitt zeigt ferner, daß nicht weit von der grünen randständigen Zone noch ein allseits von blassem Gewebe umgebenes grünes Einsprengsel liegt, es ist eine Gruppe von zwei grünen, der subepidermalen Mesophyllschicht angehörigen Zellen und ist seiner Kleinheit wegen auf dem Blatte (Fig. 4c) nicht eingetragen worden. —

Mit der Feststellung, daß bei den weißrandigen Pelargonien ein normal grüner Gewebekern von einer blassen Gewebehülle überzogen ist, bringt Baur die von ihm a. a. O. erwähnten Anomalien durch die Vermutung in Einklang, daß bei diesen gleichsam „der grüne innere Komponent der Chimäre durch ein Loch in der weißen äußeren Haut hinausschaut". Wir werden uns mit dieser Auffassung später noch zu beschäftigen und sie an der Hand weiterer Beobachtungen an panaschierten Pelargonien und anderen Gewächsen zu prüfen haben.

Ähnliche Verhältnisse wie bei den Pelargonien liegen bei zahlreichen andern in albomarginater Form bekannten Arten vor, die wir hinsichtlich des Charakters ihrer Randpanaschierung mit jenen gleichstellen dürfen.

Nur eine von ihnen soll noch eingehender beschrieben werden.

Neben den durch ihre Fleckenpanaschierung[7]) interessanten Formen enthält die Gattung *Abutilon* auch marginat-panaschierte Spielarten: ein elfenbeinweißer Rand umzieht in wechselnder Breite ein mattgrünes Binnenfeld (Fig. 5a). Mustert man eine größere Zahl von Blättern, so findet man wohl hie und da solche, die an dem weißen Rand noch ein grünes Blattzähnchen oder einen größeren grünen Anteil besitzen. Oft stellt sich erst bei genauerer Untersuchung heraus, daß die grünen Anteile verschiedene Nuancen aufweisen. In Fig. 5 ist mit beabsichtigter Übertreibung des Unterschiedes auf die ungleiche Farbe der tiefgrünen Randflecken und

6) Spreitenareale, deren grünes Mesophyll bis zur Epidermis reicht, will ich im folgenden „tiefgrün" nennen.

7) Lindemuth, Studien über die sogenannte Panaschüre und einige begleitende Erscheinungen (Landwirtsch. Jahrb. 1907, Bd. 36, p. 807).

der etwas matteren Binnenfelder hingewiesen. Die grünen Randpartien machen ein auffallend starkes Flächenwachstum durch; oft bekommen die Laubblätter dadurch groteske asymmetrische Formen. Das mattgrüne Binnenfeld kann sich auf eine der beiden Blattspreiten (Fig. 5 b) oder auf spärliche Streifen, die am Grund der Nerven liegen, beschränkt zeigen (c).

Fig. 5 a.

Fig. 5 b.

Fig. 5 c.

Fig. 5a.

Fig. 5. Albomarginate Blätter von *Abutilon* mit mattgrünen Binnenfeldern und stark wachsenden tiefgrünen Randflecken ($^2/_3$ d. nat. Gr.). Darunter schematische Darstellung des tiefgrünen Blattrandes und des mattgrünen Binnenfeldes.

In den mattgrünen Binnenfeldern liegen an der ober- und unterseitigen Epidermis je eine Schicht farblosen Mesophylls. An den tiefgrünen Arealen fehlt eine solche Schicht. —

Zum *Pelargonium*-Typus rechne ich wegen der die Epidermis begleitenden farblosen Lage Mesophyllzellen noch die marginaten Panaschuren von *Brassica oleracea*, *Acer negundo*, *Buxus marginatus*, *Fuchsia globosa*, *Farfugium „argenteum marginatum“*, *Cornus alba* und verschiedenen Solanaceen wie *Nicotiana gigantea*, *Solanum dulcamara* u. a. Auch bei den Monokotyledonen gibt es marginate Panaschierungen, bei welchen die grünen Blattanteile von farblosem Mesophyll über- und unterlagert erscheinen (*Dracaena Santeri*, *Clivia* sp.).

Selbstverständlich soll mit vorliegenden Blättern nicht eine Klassifikation der albomarginaten buntblättrigen Pflanzen gegeben werden,

die alle bisher gezüchteten Formen der Randpanaschüre berücksichtigt und zwischen mehreren scharf umgrenzbaren Typen unterscheidet. Von scharfen Grenzen der hier aufgestellten Gruppen kann nicht die Rede sein; vielmehr leiten sich die einen von den andern ab, und sind die besonders charakteristisch entwickelten Formen durch Übergänge aller Art miteinander verbunden. Die beiden im folgenden genannten Typen gleichen in mehreren Merkmalen dem Pelargonientypus, unterscheiden sich aber habituell hinreichend von diesem, um als eigene Typen gelten zu dürfen.

Fig. 6a.

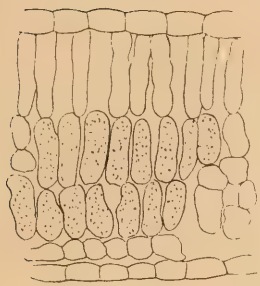


Fig. 6b.

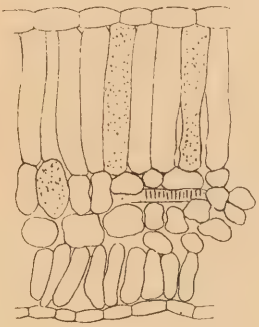


Fig. 6c.

Fig. 6. Grünsprenkel von dem farblosen Rand albomarginater Blätter. a) schematischer Querschnitt von *Saxifraga sarmentosa*, b und c Querschnitt durch die Blätter von *Solanum Balbisii*. Die chlorophyllhaltigen Zellen sind durch Punktierung kenntlich gemacht.

2. Typus der *Saxifraga sarmentosa*.

Die genannte Spezies wird in einer panaschierten, ziemlich langsam wachsenden Spielart gezogen, deren Blätter einen ansehnlich breiten blassen Rand und ein mattgrünes Binnenfeld unterscheiden lassen (f. *tricolor* hort.). Letzteres zeigt auf Querschnitten an der oberen und unteren Epidermis eine oder mehrere Schichten farblosen Mesophylls. Besonders matt gefärbte Inseln entstehen im grünen Binnenfeld dann, wenn zwei farblose Palissadenschichten übereinander liegen.

Was den albomarginaten Blättern der *S. sarmentosa* ihren besonderen Charakter gibt, ist die Grünsprenkelung des blassen Randes: schon bei Betrachtung mit unbewaffnetem Auge läßt sich erkennen, daß in dem Rande hunderte feinster Grünsprenkel liegen. Bei Untersuchung mikroskopischer Querschnitte stellt sich heraus, daß

die grünen Inseln der ersten, im übrigen farblosen Palissadenschicht, häufiger der zweiten oder der zweiten und dritten oder noch tiefer liegenden Gewebelagen angehören (Fig. 6a). Je tiefer sie liegen, um so heller erscheinen sie natürlich bei makroskopischer Betrachtung des Blattes. Irgendwelche Gesetzmäßigkeit in ihrer Verteilung habe ich nicht bemerken können.

Die kleinsten Grünsprenkel, die ich finden konnte, waren Gruppen von vier Zellen. Vermutlich entstehen gelegentlich auch Sprenkel von noch geringerem Umfang. —

Zu demselben Typus rechne ich die Panaschierung, die ich an *Solanum Balbisii* 1915 und 1916 im botanischen Garten zu Bonn kultivieren konnte, nachdem sie im Sommer 1915 aus einem normal grünen Individuum spontan entstanden war.

Die Blätter hatten einen gelblich-weißen Rand von wechselnder Breite, der in allen seinen Teilen grüne pulverulente Sprenkelung aufwies. Dem unbewaffneten Auge erschienen die Grünsprenkel zum Teil als polygonal umrissene Areale, zum größeren Teil als punktförmige kleinste Spritzer. Das mattgrüne Binnenfeld, mit dem die Spreitenhälften oft sehr ungleich bedacht sind (Fig. 7), entspricht hinsichtlich des grünen und des subepidermalen farblosen Mesophylls durchaus den für *Pelargonium* geschilderten Verhältnissen; Fig. 7c zeigt den Querschnitt durch ein Blatt, das auf der Oberseite in der rechten Hälfte zwei farblose Schichten, in der linken nur eine solche aufweist.

Fig. 6 erklärt die Struktur der auf dem farblosen Rand der Blätter sichtbaren Grünsprenkel. Bei b sehen wir einen Grünsprenkel, der in der zweiten und dritten Mesophyllschicht liegt und aus vielen Zellen besteht; bei c sind mehrere kleinste, aus nur je einer Zelle bestehende Sprenkel dargestellt, die in der obersten oder der zweiten Zellenschicht liegen. In noch anderen Fällen gehören die Sprenkel allein der dritten Lage an.

Wir haben oben festgestellt, daß auch an den blassen Rändern der Pelargonienblätter grüne Flecke und Sprenkel auftreten; kennzeichnend für den hier behandelten Typus sind die Reichlichkeit, mit der die Sprenkel auftreten, und ihr dadurch bedingter Einfluß auf die Gesamterscheinung des Blattes.

3. Typus der *Spiraea Bumalda*.

Bei den Rosaceen ist die „Neigung" zur Produktion panaschierter Formen beträchtlich.

Großer Beliebtheit erfreut sich der in Ziergärten viel gezogene niedrige *Bumalda*-Spierstrauch (*Spiraea Bumalda hort.* = *Sp. pumila* Zabel).

Die Panaschierung der Spiraeen ist insofern eine sehr unregelmäßige, als normal grüne Sprosse neben bunten zu entstehen pflegen,

und diese ihrerseits meist neben normal grünen Blättern panaschierte entwickeln, auf deren Spreiten sich Grün und Weiß in sehr verschiedenartiger Weise kombinieren können. Gar nicht selten ist der Fall, daß eine kleine Gruppe panaschierter Blätter zwischen normal

Fig. 7 a.

Fig. 7 b.

Fig. 7 c.

Fig. 7. Albomarginate Blätter mit gesprenkeltem Spreitenrand (*Solanum Balbisii*). a und b zwei Blätter in $^3/_4$ d. nat. Gr., c schematischer Querschnitt durch ein ähnliches Blatt; die Grünsprenkel sind nicht eingetragen.

grünen stehen, ja daß nur ein einziges panaschiertes Blatt an einem Sprosse gefunden wird: der nämliche Vegetationspunkt kann panaschierte Blätter, nach diesen normal grüne, später wieder panaschierte, schließlich wieder normal grüne liefern.

Die Panaschierung ist eine deutlich sektoriale. Werden mehrere panaschierte Blätter an demselben Sproß erzeugt, so bedeutet entweder das Auftreten der Buntheit einen an demselben Vegetationspunkt mehrfach sich wiederholenden Prozeß anomaler Gewebeproduktion

(diesen Fall deuteten wir bereits vorhin an), oder die panaschierten Blätter stehen in Orthostichen übereinander: ein Sektor des Sprosses ist also albikat, zu dessen Erklärung die Annahme einmaliger Entstehung albikaten Gewebes am Vegetationspunkt genügt. Seine Lage und seine Breite wechseln, so daß entweder nur Blätter entstehen, die zum Teil noch normal grün sind, oder auch solche, die nirgends mehr normales Grün aufweisen.

Auch dann wenn die Buntfarbigkeit nur an einzelnen Blättern erscheint oder mehrere Blätter bunt werden, ohne in ihrer Zeichnung Beziehungen zu einander zu verraten, die zur Annahme eines albikaten Sproßsektors nötigten, muß die Panaschierung eine sektoriale genannt werden, da alsdann die einzelnen Spreiten normal grüne Sektoren und albikate aufzuweisen pflegen (Fig. 8).

Fig. 8 a.

Fig. 8 b.

Fig. 8 d.

Fig 8 c.

Fig. 8. Sektoriale Panaschierung von *Spiraea Bumalda*. a, b und c verschiedenartige Verteilung der tiefgrünen und mattgrünen-marginaten Blattareale; bei d schematischer Querschnitt durch den mattgrünen Sektor des Blattes c. a, b und c $^2/_3$ d. nat. Gr.

Die Zeichnung der panaschierten Blätter ist verschieden: neben rein weißen Blättern — solche sind namentlich an den obersten Internodien blühender Sprosse und an den der aus den Achseln bunter Blätter sich entwickelnden Trieben häufig — erscheinen solche, die Reinweiß und Normalgrün unvermittelt nebeneinander zeigen — oft derart, daß je eine Längshälfte der Spreite weiß und grün ausfällt — und marginat-panaschierte Spreiten, die uns hier besonders interessieren. Bei ihnen sehen wir einen mehr oder minder breiten weißen Rand und neben diesem eine mattgrüne Zone wechselnder Breite. Fig. 8 gibt hierüber Aufschluß: der weiße Rand wird nur da ge-

funden, wo ein albikater, mattgrüner Spreitensektor vorliegt; die normalgrünen Sektoren haben keinen weißen Rand, sondern gehen bis zum Rand der Spreite durch. Fig. 8a zeigt weiterhin, daß der reinweiße Saum ansehnlich breit werden und die mattgrünen Anteile gleichsam zurückdrängen kann. Ist ein Blatt ringsum weißgerandet, so ist der innere mattgrüne Bezirk meist sehr schmal.

Die anatomische Untersuchung lehrt, daß an den mattgrünen Spreitenteilen unter der Epidermis mindestens eine farblose Mesophyllschicht liegt. Sie lehrt außerdem, daß die an bunten Blättern auftretenden albikaten Sektoren dreierlei Art sein können: entweder es treten auf beiden Seiten farblose subepidermale Zellen auf. — oder es beschränken sich diese auf die Ober- oder auf die Unterseite (vgl. die Schemata in Fig 9); entwickelt ein Spreitensektor nur blattunterseits farbloses Mesophyll, so ist er bei makroskopischer

Fig. 9a. Fig. 9b.

Fig. 9. Marginate Panaschierung bei sektorial geteilten Blättern von *Spiraea Bumalda*: a farbloses Mesophyll auf beiden Blattseiten, der mattgrüne Blattsektor „geht durch", b farbloses Gewebe (vom äußersten Rand abgesehen) nur auf der Blattunterseite; der mattgrüne Blattsektor ist nur auf dieser erkennbar. — Ein nur auf der Oberseite sichtbarer Sektor in Fig. 8c und d.

Untersuchung der Oberseite, nur da wahrzunehmen, wo er den ihm entsprechenden weißen Blattrand noch als schmales Streifchen auf der Blattoberseite erscheinen läßt.

Vom zuerst geschilderten *Pelargonium*-Typus unterscheidet sich der *Spiraea*-Typus vor allem durch die Mischung panaschierter und gleichmäßig grüner Blätter, die wir fast an jedem Sproß konstatieren können, — ferner durch die große Verbreitung der an den Blättern auftretenden Sektorenteilung, bei welcher tiefgrüne Anteile neben mattgrüne zu liegen kommen; bei den Pelargonien fehlte zwar diese Gliederung nicht, war aber selten.

Zu demselben Typus wie *Spiraea Bumalda* ist ein beliebter gelbbunter Ziersträuch aus der Familie der Oleaceen zu stellen, das albomarginate *Ligustrum ovalifolium*.

Seine Zeichnung ist sehr mannigfaltig: außer gleichmäßig blassen und gleichmäßig grünen Blättern entstehen marginat-panaschierte, die einen blassen Rand von wechselnder Breite und Form und ein mattgrünes Binnenfeld aufweisen. Außerdem entstehen nicht gerade selten an panaschierten Zweigen Blätter, die außer blassem Rand und mattgrünem Binnenfeld noch tiefgrüne Areale von meist deutlicher Sektorform erkennen lassen (Fig. 10). Seltener erscheinen an den Blatträndern dunkelgrüne isolierte Partien.

Dunkelgrüne Sektoren können auf der Ober- wie auf der Unterseite der Spreiten sichtbar werden. Fig. 11 zeigt vier aufeinanderfolgende Blattpaare eines panaschierten Zweiges von der Ober- und Unterseite: bei dem untersten Blattpaar ist der auftretende tiefgrüne Sektor auf der Oberseite noch von einem mattgrünen Sektor unterbrochen, auf der Unterseite ist er zusammenhängend; das zweite Blattpaar weist nur auf der Unterseite einen tiefgrünen Sektor auf. Ähnliches wiederholt sich bei dem dritten Blattpaar, dessen tiefgrüner Sektor am Rande gerade noch auf die Blattoberseite „herumreicht" — ebenso wie es vorhin für die Sektoren der *Spiraea* zu beschreiben war (Fig. 9b).

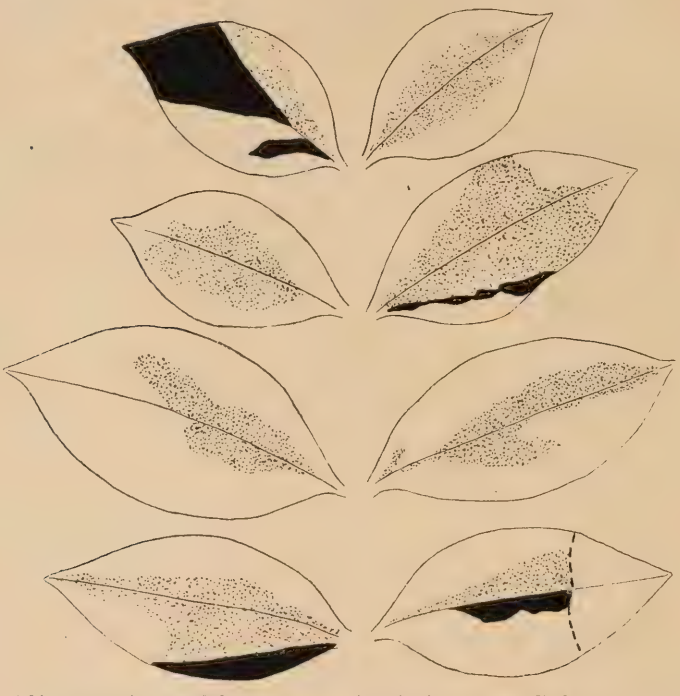


Fig. 10. Albomarginate Blätter mit dunkelgrünen Sektoren; vier aufeinanderfolgende Blattpaare von *Ligustrum ovalifolium*. $^3/_8$ d. nat. Gr. Rechts ein verstümmeltes Blatt.

Die Anatomie der panaschierten Ligusterblätter zeigt insofern Übereinstimmung mit den albomarginaten Pelargonien u. s. w., als an den matten Arealen das grüne Mesophyll von farblosen Schichten über- bezw. unterlagert wird. Auf manche beachtenswerte Einzelheiten einzugehen, welche die Struktur der tiefgrünen und mattgrünen Blattareale auszeichnet, darf wohl unterlassen werden, da die Schilderung ihrer Mannigfaltigkeit zu weit führen würde. —

Weiterhin rechne ich die panaschierte Form des *Hibiscus Cooperi* in die Gruppe der *Spiraea*-Panaschierung.

4. Typus der *Sambucus nigra*.

Die Panaschierung des albomarginaten Holunders (*Sambucus nigra*) ist durch einen weißen Blattrand, ein tiefgrünes Binnenfeld und eine zwischen beiden vermittelnde mattgrüne Stufe von wechselnder Breite gekennzeichnet. Abweichungen von diesem Ausbildungstypus sind nicht selten: hie und da reicht der tiefgrüne Teil bis zum Blattrand, so daß der helle Saum streckenweise unterbrochen wird. — außerdem erscheinen am Rand oder in seiner unmittelbaren

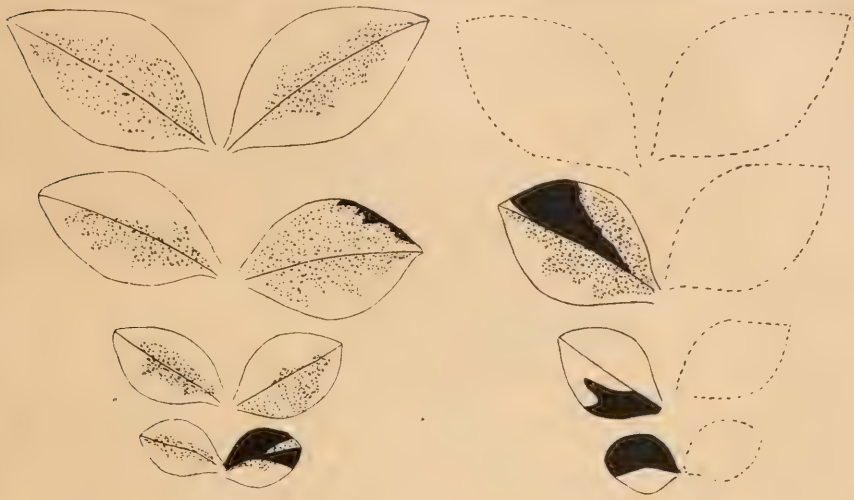


Fig. 11 a. Fig. 11 b.

Fig. 11. Panaschierter Zweig von *Ligustrum ovalifolium*: Vergleich der Ober- und Unterseite der Blätter. Vgl. den Text. a Oberseite, b Unterseite. Bei b sind nur diejenigen Blätter voll gezeichnet, auf deren Spreiten tiefgrüne Sektoren auftreten. $^3/_4$ d. nat. Gr.

Nähe dunkelgrüne „Inseln" auf hellem Grund. Andererseits können auch mattgrüne Felder inselartig auf dunkler gefärbtem Grund sich zeigen.

Überdies treten Erscheinungen auf, die die Panaschierung des Holunders als sektoriale zu bezeichnen gestatten: zuweilen entstehen tiefgrüne oder gleichmäßig blasse Anteile größeren Umfangs, die mehrere Blätter oder sektorenartige Teile eines Blattes oder eines Foliolum in Anspruch nehmen (Fig. 12).

Die mikroskopische Untersuchung des weißen Randes macht mit dem in Fig. 13 a dargestellten Bilde bekannt: die farblosen subepidermalen Schichten fehlen dem grünen Binnenfeld; nur da wo mattgrüne Zwischenzonen sichtbar sind, erscheint das grüne Binnenfeld eine Strecke weit von farblosem Mesophyll über- oder unterlagert (Fig. 13 b). Der schematisierte Querschnitt durch eine auf tiefgrünem Grund sich zeigende mattgrüne Insel ist in Fig. 13 c wiedergegeben.

Von *Ilex aquifolium* werden verschiedenartige panaschierte Zierformen kultiviert. Die albomarginate Spielart (s. u. pag. 229) dürfte dem *Sambucus*-Typus näher stehen als den andern.

Auch bei den Monokotyledonen treten Randpanaschierungen auf (weißrandiges *Chlorophytum capense*, weißrandige *Agave*- und *Funkia*-Arten, von welchen weiter unten noch die Rede sein wird) welche hinsichtlich der Verteilung des grünen und blassen Mesophylls der beschriebenen Buntblättrigkeit der *Sambucus* ähnlich sind.

Fig. 12 a.

II. Reinweiße Sprosse.

An vielen panaschierten Kräutern und Holzpflanzen treten reinweiße Triebe in wechselnder Häufigkeit auf — sowohl bei marginaten wie sektorialen oder marmorierten Panaschierungen kann man sie beobachten. Handelt es sich um Holzpflanzen, so läßt sich zuweilen feststellen, daß vorzugsweise das „alte Holz" imstande ist, reinweiße Triebe zu produzieren.

Der Umstand, daß reinweiße Sprosse an der Photosynthese nicht teilnehmen können, wird die Annahme rechtfertigen, daß jene von den grünen oder bunten Sprossen desselben Individuums hier nicht immer ausreichend ernährt werden, und wird es erklären, daß nicht immer den reinweißen Sprossen eine lange Lebensdauer beschieden und eine reiche Blattproduktion möglich ist; freilich fehlt es auch nicht an Fällen, in welchen kräftige panaschierte Baumindividuen ihre weißen Triebe jahraus jahrein üppig ihr Wachstum fortsetzen lassen (*Ulmus* s. u.). Weiterhin wäre zu berücksichtigen, daß nicht nur weiße Sprosse, sondern auch einzelne weiße Blätter oder Blatteile allerhand schädigenden Einflüssen gegenüber sich erheblich weniger widerstandsfähig erweisen als die grünen (aus Gründen ihrer „enzymatischen"

Qualifikation?). Auch dieser Umstand macht es verständlich, daß weiße Triebe oft früher zugrunde gehen als grüne und bunte.

Trotz diesen Schwierigkeiten gelingt es bei einer Reihe panaschierter Gewächse verhältnismäßig leicht, sich reinweißes Material in ausreichender Menge zu beschaffen.

An einigen der von mir untersuchten albomarginaten Gewächse soll im folgenden die Frage geprüft werden, inwieweit die „reinweißen" Zweige ihren Namen verdienen.

Fig. 12 b.

Fig. 12. Sektoriale Teilung eines marginaten Blattes von *Sambucus nigra*. Bei a ein zur Hälfte blasses Blatt; das oberste Foliolum mit mattgrüner Insel auf tiefgrünem Grund (vgl. Fig. 13 c), der weiße Blattrand von wechselnder Breite und mehrfach unterbrochen; die Blattspindel sektorial geteilt ($^1/_2 + {}^1/_2$). Bei b sektoriale Teilung in tiefgrüne Foliola (das oberste, die beiden untersten), zwei spärlich gerandete (rechts), ein Foliolum ohne tiefgrüne Anteile (links) und ein sektorial geteiltes Foliolum (links). $^1/_2$ d. nat. Gr.

1. *Pelargonium zonale*.

Reinweiße Äste sind an albomarginaten Individuen nicht selten. Sie wachsen eine Zeitlang kräftig, produzieren zahlreiche Blätter, die allerdings — bei den von mir untersuchten Spielarten — an

Größe hinter den weißrandigen merklich zurückbleiben, stellen aber dann ihr Wachstum ein. Die Achsen der weißen Triebe sind ebenfalls chlorophyllfrei; sie haben einen elfenbeingelben Ton und sind durchscheinend.

Verdienen die weißen Teile der Pelargonien die Bezeichnung „reinweiß"? Sie haben insofern Anspruch auf diese, als in der Tat sehr oft nur weiße Blätter an ihnen entstehen, als auch ihre Seitentriebe alle blaß sein und keinerlei Rückschläge zum Normalgrünen wahrnehmbar werden können. Es fragt sich, ob die weißen Triebe auch dann reinweiß bleiben würden, wenn es gelänge, das Wachstum ihrer Vegetationspunkte beliebig lange anhalten zu lassen.

Von Bedeutung ist es, daß auch unter den üblichen Kulturbedingungen gelegentlich „Rückschläge" auftreten: die „reinweißen" Zweige produzieren bunte Blätter. Die Neigung zur Produktion der letzteren scheint bei verschiedenen Spielarten

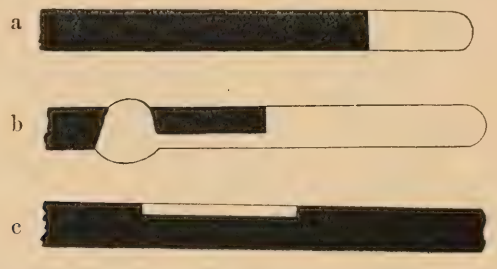


Fig. 13. Panaschierte Blätter von *Sambucus nigra*. a weißer Rand ohne mattgrüne Stufe, b dasselbe mit mattgrüner Stufe, c mattgrüne Insel auf tiefgrünem Grund (vgl. Fig. 12 a).

ungleich groß zu sein. „Madame Salleray" ist eine Spielart, an der ich wiederholt bunte Blätter an Sprossen nachweisen konnte, deren Laub im übrigen durch viele Internodien blaß war, und deren transparente Achsen — weder äußerlich noch bei Durchmusterung der Quer- und Längsschnitte — grüne Anteile erkennen ließen. Die bunten Blätter erschienen vereinzelt im farblosen Laub der blassen Triebe und zeigten bald ansehnlich breite, normalgrüne Sektoren, die bis zum Rand der Spreite durchgingen und das ganze Mesophyll gleichmäßig gefärbt zeigten, — bald kleine Sprenkelungen, die erst bei Lupenuntersuchung sich erkennen ließen, und die mitten im weißen Gewebe liegen können. Ich habe bei „Mme Salleray" bisher nur blattoberseits Grünsprenkel finden können.

Viel häufiger als an den Laubblattspreiten zeigt „Mme Salleray" an den Stipeln Grünsprenkel: ein Nebenblatt zeigt deren manchmal 8—10 — freilich erst bei Lupenbetrachtung. Die Grünsprenkel liegen (ausschließlich?) am Rande der Nebenblätter; ihr Mesophyll ist bis zur Epidermis normalgrün.

Hierzu wäre zu bemerken, daß grüne Randsprenkel auch auf den weißen (oder weißrandigen) Nebenblättern der typischen albomarginaten Sprosse bei „Mme Salleray“ häufig sind.

An den Blattstielen der farblosen Triebe habe ich bisher ebensowenig grüne Anteile gefunden wie an den farblosen Achsen.

2. *Ilex aquifolium.*

An kräftig wachsenden albomarginaten Individuen von *Ilex aquifolium* treten — vorzugsweise am alten Holz — sehr kräftige, schön belaubte Zweige „reinweißer“ Qualität in nicht geringer Zahl auf. Auch sie täuschen nur bei makroskopischer Prüfung dem Auge völlig reinweiße Beschaffenheit vor: bei Durchmusterung zahlreicher weißer Blätter mit der Lupe wird man auf einigen grüne Sprenkelungen finden, die ganz unregelmäßig auftreten und vielen Blättern und vielen Trieben gänzlich fehlen. Ich habe nicht selten Blätter vor

a b c

Fig. 14. Grünsprenkel auf weißen Blättern von *Ilex aquifolium*. a Grünsprenkel unter der oberen Epidermis, b liegt an der unteren Epidermis, c Grünsprenkel von komplizierter Form. Schematisiert.

mir gehabt, die 20—30 feinste Grünsprenkel erkennen ließen, deren Verteilung über die Spreite ebensowenig Gesetzmäßiges erkennen ließ wie die Form der einzelnen Fleckchen. Randständige Grünsprenkel scheinen selten zu sein, nervenständige häufiger; noch häufiger liegen sie zwischen Blattrand und Mittelrippe, ohne an diese oder jenen zu grenzen. Nur die nervenständigen sind — soweit meine Erfahrungen reichen — zuweilen ansehnlich groß und nehmen sogar die Form 1—2 cm langer Streifen an.

Hinsichtlich ihrer Lage im Mesophyll unterscheiden sich die grünen Inseln voneinander so stark wie nur denkbar: entweder sie liegen an der Ober- oder an der Unterseite der Blätter — oder inmitten des farblosen Mesophylls (vgl. die Schemata Fig. 14).

3. *Acer negundo.*

Daß panaschierte Ahornbäume (*Acer negundo* fol. var.) reinweiße Äste produzieren, ist eine häufige Erscheinung: sie entstehen besonders zahlreich am alten Holz und wachsen oft mit bemerkenswerter Gradheit nach oben — gar nicht selten mehrere Jahre hindurch, gehen aber schließlich zugrunde.

Die blassen Anteile mancher Gartenformen des genannten Ahorns zeichnen sich durch besonders reines Weiß aus, — bei andern sind die blassen Areale kräftig gelb und oft unregelmäßig grün

gefleckt. Die kontrastreichen Gartenformen mit weißer, ja blendend weißer Albikatur eignen sich besonders gut dazu, um sie auf versprengte grüne Anteile zu untersuchen. Solche treten in der Tat auf, — allerdings selten. Gleichwohl war es mir in langjähriger Beobachtung eines Bonner Exemplars möglich, eine stattliche Anzahl von Beobachtungen über das Auftreten grüner Sprenkel auf sonst völlig weißen, sehr laubreichen Ästen zu sammeln. Es handelt sich bei solchen Sprenkelungen um sehr kleine, nur wenige mm^2 messende grüne Areale, die in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle am Rand des Blattes sich finden; vereinzelt fand ich Gruppen von grünen Sprenkeln, von welchen wenigstens eines bis an den Rand

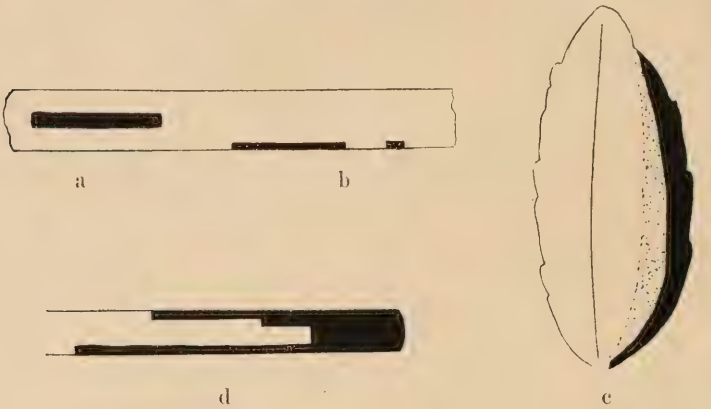


Fig. 15. Grünsprenkel und Grünsektor an weißen Blättern von *Evonymus radicans*. a und b schematische Darstellung verschieden gelegener Grünsprenkel, c randläufiger Grünsektor mit mattgrüner Stufe. 2 × nat. Gr., d schematische Querschnittszeichnung des bei c abgebildeten Sektors.

reichte, noch seltener fand ich vereinzelte grüne Fleckchen, die nicht am Rande, doch in seiner Nähe lagen, oder gar Sprenkelgruppen, die mit keinem ihrer Anteile bis zum Rande reichten.

Die Anatomie der Grünsprenkel zeigt verschiedene Bilder. Im allgemeinen scheint die oberste Palissadenschicht die bevorzugte zu sein; nur ihre Zellen sind normalgrün. Am Rand der Blätter sind meist alle Mesophyllschichten grün.

4. *Evonymus radicans*.

Die in panaschierter Form besonders beliebte *Evonymus radicans* produziert neben bunten Zweigen auch reingrüne und reinweiße. Sieht man letztere in größerer Anzahl durch, so erkennt man, daß die Produktion zahlreicher reinweißer Blätter nicht unbedingt das spätere Auftreten grüner Anteile ausschließt. Es ist nicht schwer, bei *Evonymus*, deren weiße Triebe sehr stattlich werden, 50—60 cm oder noch größere Länge erreichen und entsprechend zahlreiche Blatt-

paare entwickeln. Albinozweige ausfindig zu machen, an welchen auf viele Internodien mit reinweißen Blättern ein oder mehrere bunte Blätter folgen, die dann wieder von vielen reinweißen abgelöst werden.

a) Verhältnismäßig häufig ist der Fall, daß die versprengt auftretenden bunten Blätter in der Nähe der Mittelrippe einen schmalen Streifen mattgrünen Gewebes aufweisen. Wie Fig. 15a zeigt, liegt hier zwischen 4—5 farblosen Schichten oberseits und 2 farblosen Lagen unterseits eine aus 3—4 Schichten gebildete grüne Zellenplatte.

b) Mustert man die „reinweißen" Zweige mit der Lupe, so entdeckt man an manchen von ihnen Blätter mit unterseitiger grüner Sprenkelung: auf weißem Grunde heben sich grüne Spritzer kleinsten Formates ab. Sie sind zuweilen Gruppen nur weniger Zellen. Oft liegen sie am Blattrand, nicht viel seltener im Inneren der Spreite. Bei ihnen fand ich die unterste Schwammschicht grün, alle andern weiß (Fig. 15b).

c) Selten ist der Fall, daß an weißen Zweigen ansehnlich große grüne Sektoren auftreten. Das in Fig. 15c und d dargestellte Blatt entnahm ich einem Albinosproß: 16 weiße Blätter - reinweiße und einige, die bei Lupenprüfung sich sehr spärlich gesprenkelt erwiesen, gingen ihm voraus: vier reinweiße, noch nicht ausgewachsene Blätter (Sprenkelung war an ihnen nicht, vielleicht noch nicht sichtbar) folgten ihm. Am Rand dieses Blattes war das ganze Mesophyll grün; über die treppenförmige Abstufung des grünen gibt Fig. 15d Aufschluß.

Sehr üppig sind zuweilen die weißen Triebe der albomarginaten *Cornus alba*; auch an ihnen fand ich zwischen zahlreichen reinweißen Blättern vereinzelte bunte mit ansehnlich großen Grünsprenkeln.

„Reinweiße" Sprosse und Sproßsysteme zeigen sich nicht nur an albomarginaten Individuen, sondern auch bei Gewächsen, deren Buntblättrigkeit sie zu andern Gruppen der panaschierten Pflanzen stellt. Wenigstens an einem Beispiel möchte ich in diesem Zusammenhang auch auf die zu sektorialer, marmorierter oder pulverulenter Panaschierung neigenden Pflanzen eingehen.

5. *Ulmus campestris.*

An den Ulmenbäumen unserer einheimischen Parkanlagen u. s. w. fallen nicht selten reinweiße Sprosse von mächtigem Umfange neben marmoriert panaschierten auf.

Die weißen Sprosse verhalten sich untereinander recht verschieden. Entweder wir sehen an ihnen während der ganzen Vegetationsperiode ausschließlich weiße Blätter entstehen — oder es erscheinen nach Produktion mehr oder minder zahlreicher weißer Blätter panaschierte. Diese Panaschierung folgt manchmal den Kennzeichen der sektorialen, derart, daß übereinanderstehende Blätter hinsichtlich ihrer Grün-Weißzeichnung in allen Einzelheiten sich ähneln; in andern

Fällen ist nichts von sektorialer Bildung zu erkennen und jedes Blatt individuell gezeichnet — marmoriert oder pulverulent (Beobachtungen an dem panaschierten Exemplar des Botanischen Gartens in Halle a. S. und den Bäumen der Bonner Anlagen).

Die reinweißen Blattfolgen verdienen ihren Namen insofern nicht, als auch auf ihnen — und gar nicht selten — noch Spuren normalgrüner Gewebebildung sich zeigen können. Allerdings sind diese sehr klein und entziehen sich auch einem guten Auge, so lange es

a b

Fig. 16. Inversion der Panaschierung bei *Hostia japonica*. a weißrandige Form mit grünem Binnenfeld, b grünrandige Form mit weißem Binnenfeld. Die mattgrünen Stufen sind durch Punktierung angedeutet. $^1/_2$ d. nat. Gr.

unbewaffnet bleibt. Auf vielen weißen Blättern sucht man umsonst nach ihnen: selbst ansehnlich gliederreiche Blattfolgen scheinen frei von ihnen bleiben zu können. Anderwärts trifft man auf einer Spreite mehrere oder viele (10—20) winzige Grünsprenkel. Ich habe diese kleinsten Areale grünen Gewebes stets auf der Blattunterseite gefunden; ob auch oberseits solche auftreten können, mag dahingestellt bleiben. Besonders oft liegen die Grünsprenkel in der Nähe der Spreitenmittelrippe, sehr selten fand ich sie am Blattrand. Oft liegen sie zu kleinen Gruppen vereinigt nebeneinander.

Außerhalb der Gartenanlagen beobachtete ich Analoges nur an *Rubus* sp., deren Zweige oft marmorierte Panaschierung zeigen und gelegentlich auch rein weiß ausfallen. Auch bei *Rubus* können Grünsprenkel auftreten. —

Bei der großen Verbreitung der auf weißen Sprossen nachweisbaren Grünsprenkelungen gewinnt die Frage Interesse, ob es überhaupt Pflanzen gibt, die neben panaschierten Sprossen reinweiße — völlig reinweiße und sprenkelfreie — Triebe entwickeln können. Vermutlich werden alle panaschierten Arten auch an ihren blassen Sprossen grüne Anteile entwickeln können, wenn sie nur lange genug leben und überhaupt die zur Entwicklung grüner Areale erforderlichen Lebensbedingungen — über die vorläufig nichts bekannt ist — finden.

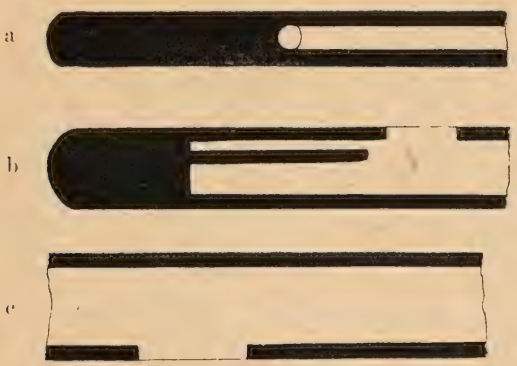


Fig. 17. Grünrandiges buntes Blatt von *Evonymus japonica* (tiefgrüner Rand, hellgrünes Binnenfeld). a der grüne Rand reicht bis zu einem Gefäßbündel; b drei Schichten grüner Gewebe, die oberste mit einer Lücke. c Stück aus der Mitte des Blattes; die subepidermale Grünschicht der Blattunterseite mit Lücke.

III. Inversion der Panaschierung.

Unter den in Gärten gern gezogenen Hostien oder Funkien befinden sich verschiedene buntblättrige Spielarten.

Von *Hostia japonica* Voss (= *Funkia lancifolia* Spr.) sind mehrere randpanaschierte Formen bekannt: die *forma albo-marginata* Voss (= *F. cucullata f. albo-marginata hort.*) hat weißen Rand und grünes Binnenfeld, die *forma undulata* Voss (= *F. undulata* Otto et Dietr.) hat grünen Rand und weißes Binnenfeld; die eine der beiden Panaschierungen stellt die Inversion der andern dar (Fig. 16). Beiderlei bunte Formen sind ferner für *Chlorophytum* u. a. bekannt.

Auch bei Dikotyledonen tritt ähnliches auf.

Unter den sehr zahlreichen bunten Formen, die von *Ilex aquifolium* gezogen werden, gibt es solche mit weißem Rand und grünem Binnenfeld und andere mit inverser Panaschierung d. h. tiefgrünem Rand und heller gefärbtem Binnenfeld.

Ähnliches hatte ich weiterhin bei Spielarten der *Evonymus japonica* zu untersuchen Gelegenheit. Die schematischen Darstellungen in Fig. 17 geben ohne weiteres über die Verteilung der grünen und der blassen Gewebeanteile Aufschluß und zeigen, daß hier der blasse Gewebekern gleichsam in einer grünen Haut steckt, die stellenweise ebenso unterbrochen sein kann, wie es früher bei albomarginater Panaschierung für die weiße Gewebehülle zu schildern war.

Fig. 18. Grünrandiges Blatt von *Evonymus japonica*. Nat. Gr.

Ebenso wie bei *Hostia* entspricht bei *Evonymus* die Form des grünen Randes im Flächenbild des Blattes durchaus der Form des weißen Randes, wie er die albomarginaten Blätter kennzeichnet (Fig. 18).

Inversion der Randzeichnung beschreibt Baur[8]) für *Pelargonium zonale*[9]).

Besonderes Interesse gewinnt die inverse Panaschierung in denjenigen Fällen, in welchen man beide Formen an einem Individuum vereinigt findet und die eine Form nach Art einer Knospenmutation aus und an der anderen entstehen sieht.

Trotz eifrigem Bemühen habe ich bisher dergleichen Bildungen nur an zwei Arten panaschierter Holzpflanzen entdecken können.

Der erste Fall betrifft das früher schon eingehend behandelte albomarginate *Ligustrum ovalifolium*. Ausnahmsweise entstehen an den panaschierten Sträuchern Zweige mit tiefgrünem Blattrand und hellem grünem Spreitenmittelfeld (Fig. 19a): der Farbenunterschied zwischen Rand und Binnenfeld ist gering und trägt zu der schlechten Auffindbarkeit der invers marginaten Zweige bei. Fig. 19b zeigt den Querschnitt durch ein Blatt dieser Art: auch die mittleren Meso-

8) Vgl. Baur, 1909, a. a. O., p. 345 und Fig. 19.

9) Vorgetäuscht wird eine Inversion der Randpanaschierung in denjenigen Fällen, in welchen zwar auch ein grüner Blattrand mit hellerem oder weißem Binnenfeld sich kombiniert, aber das letztere durch Verbleichen zustande kommt, also eine zur Kategorie der Fleckenpanaschüre gehörigen Form der Buntblättrigkeit zustande bringt (s. o., und Pathol. Pflanzenanat, 2. Aufl., 1916, p. 22): Die Grenze zwischen grünem Rand und blassem Mittelfeld ist nicht scharf, sondern verwaschen. Auch diese Form der Panaschierung tritt bei *Pelargonium zonale*, bei der Spielart „Boule de neige" auf, — überhaupt produziert die oftgenannte Spezies verschiedene Formen der Fleckenpanaschierung. Weiterhin tritt — neben der im Text erläuterten und in Fig. 18 dargestellten Buntblättrigkeit — eine grünrandige Form mit unscharfen Grenzen ihrer Farbenfelder bei *Evonymus japonica* auf.

phyllschichten enthalten Chloroplasten: diese sind aber kleiner und ein wenig heller als die der oberen und unteren Schicht. Wie Fig. 19 zeigt, entspricht die Verteilung der tiefgrünen und der helleren Gewebeschichten dem in Fig. 17 a gezeigten Schema.

Der zweite von mir beobachtete Fall bezieht sich auf den Ahorn. Bei panaschierten weißrandigen Spielformen von *Acer negundo* treten neben bunten Zweigen auch solche auf, deren Blätter reinweiß sind, und solche, deren Spreiten durchweg grün sind. Es fehlt nicht an Mischungen der Charaktere in dem Sinne, daß auch an grünen Ästen hie und da wieder Buntheit sich bemerkbar machen kann.

Fig. 19 a.

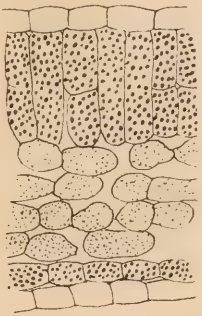


Fig. 19 b

Fig. 19. Inversion der Panaschierung; grünrandige Blätter von *Ligustrum ovalifolium*. a 2 Blattpaare; $^3/_4$ nat Gr.; b Querschnitt durch ein Blatt mit tiefgrünem Rand.

Weiterhin fällt an den grünen Zweigen auf, daß die Spreiten oft an der Mittelrippe mehr oder minder große Areale von mattgrüner Beschaffenheit aufweisen: im durchfallenden Lichte betrachtet weisen diese etwas schwächer gefärbten Anteile eine Transparenz auf, die einigermaßen an die der auf Papier entstandenen Fettflecke erinnert.

Die hellen Binnenfelder zeigen dieselbe Anordnung wie alle tiefgrünen Felder bei den weißrandigen Blättern (Fig. 20 a), pflegen aber an Ausdehnung hinter ihnen zurückzubleiben.

Auf mikroskopischen Präparaten erkennt man, daß an den mattgrünen Teilen normalgrüne und völlig chlorophyllfreie Schichten am Aufbau des Mesophylls teilnehmen: auf eine grüne Palissadenschicht folgt eine oder folgen zwei Lagen farbloser kugeliger Zellen, schließlich kommt wieder eine Schicht normalgrüner Zellen. An den tiefgrünen Spreitenteilen ist das Mesophyll in seiner ganzen Tiefe normalgrün (Fig. 20 b).

Das Bonner Exemplar, an dem meine Untersuchungen angestellt worden sind, trägt demnach ständig vier Blattsorten nebeneinander:

I. einfarbige:
   a) reinweiße,
   b) reingrüne;
II. bunte:
   a) Blätter mit weißem Rand und grünem Binnenfeld,
   b) Blätter mit tiefgrünem Rand und mattem Binnenfeld.

Fig. 20a.

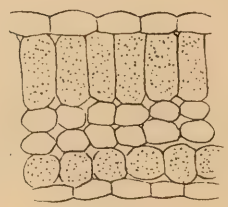


Fig. 20b.

Fig. 20. Inversion der Panaschierung bei *Acer negundo*. a weißrandiges Blatt mit mattgrüner Stufe; $^1/_2$ d. nat. Gr., b Querschnitt durch das mattgrüne Binnenfeld eines grünrandigen Foliolum; die beiden mittleren Zellenlagen sind durchaus chlorophyllfrei.

IV. Entstehung albomarginater Formen.

Über die Entstehung albomarginater Formen hat Baur auf Grund seiner Beobachtungen an *Pelargonium zonale* Vermutungen aufgestellt.

Baur geht bei seinen Erklärungsversuchen von der Schilderung sektorial panaschierter Individuen aus und stellt fest, daß in ihren Achsen die Grenzflächen der grünen und blassen Zylindersektoren keineswegs immer genau den Radien folgen, sondern allerhand Unregelmäßigkeiten im Verlauf aufweisen können, sogar so weitgehende, wie es Fig. 21 veranschaulicht: bei b sieht man den weißen Gewebeanteil den grünen eine Strecke weit überlagern. Blätter, die an dem der Stelle b entsprechenden Sektor der panaschierten Achse entstehen, werden — wenn auch die vom blassen Gewebe überlagerten grünen Schichten der Achse am Aufbau des Blattes teilnehmen, albomarginate Panaschierung aufweisen; Sprosse, die aus den Achseln solcher Blätter entstehen, werden durchweg derartige Zeichnung aufweisen.

Ich habe mich bemüht, an andern Arten als den Baur'schen Versuchspflanzen die Entstehung marginater Panaschierung zu beobachten.

Trotz langjährigen Bemühungen, in Gärten und in der freien Natur geeignetes Material zu ermitteln, ist die Zahl der von mir gefundenen Fälle bisher eine beschränkte geblieben. Ich werde sie im folgenden kurz beschreiben.

1. Ein aus der Umgegend von Bonn stammendes Weißkohlexemplar war dadurch ausgezeichnet, daß auf einige normalgrüne Blätter albomarginate folgten. Die randpanaschierten Blätter bildeten zusammen eine Gruppe, die die Hälfte des Achsenumfanges ausmachte, also einem Sektor von 180° Breite entsprach. Sämtliche Blätter, die in diesem Raum standen, waren albomarginat panaschiert; die-

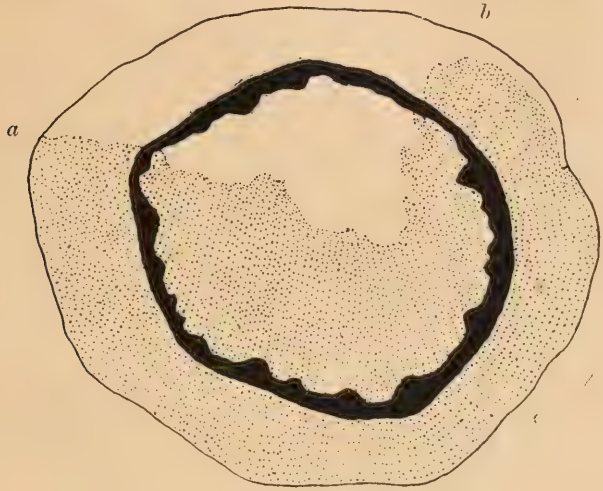


Fig. 21.

Fig. 21. Sektoriale Panaschierung bei *Pelargonium zonale* und die Entstehung marginater Panaschierung (nach Baur): Querschnitt durch eine sektorial panaschierte Achse; bei *a* regelmäßig radialer Verlauf der Grenze zwischen grünen und blassen Anteilen, bei *b* unregelmäßiger Verlauf.

jenigen, welche an der Grenze des Sektors standen, ließen auf ihrer Spreite eine deutliche Scheidelinie erkennen, die von dem normalgrünen Teil einen randpanaschierten von wechselnder Breite — entsprechend der Stellung des betreffenden Blattes — trennte; an Blättern dieser Art war also der weiße Rand nur streckenweise entwickelt (Fig. 22).

Hinsichtlich ihrer anatomischen Struktur entsprechen die albomarginaten Blätter dem *Pelargonium*-Typus: das mattgrüne Binnenfeld weist unter der oberseitigen Epidermis zwei Lagen farbloses Palissadengewebe, an der unteren Epidermis eine Schicht farbloses Schwammparenchym auf.

2. In den Jahren 1915 und 1916 beobachtete ich im Botanischen Garten zu Bonn das schon oben erwähnte randpanaschierte Exem-

plar von *Solanum Balbisii*. Auch hier entstanden albomarginate Blätter an einer Pflanze, die bis dahin normalgrüne Blätter in großer Zahl produziert hatte. Auch hier bildeten die panaschierten Blätter zusammen einen Sektor, der wiederum die Breite von 180° aufwies. Auch hier entstanden an den Grenzen des Achsensektors Blätter, die sektorenweise normalgrün und randpanaschiert waren.

Von der anatomischen Struktur der Blätter war oben bereits die Rede (vgl. Fig. 6).

Fig. 22. Sektorial geteiltes Blatt von *Brassica oleracea*: ein Teil ist tiefgrün, der andere mattgrün und weißgerandet.

Die am Panaschierungssektor entstehenden Achseltriebe waren durchweg von vollkommen panaschierten Blättern belaubt.

3. Ein von mir 1918 aufgefundenes Exemplar der Spelle (*Moehringia trinervia*) war dadurch ausgezeichnet, daß ein Sektor des Sprosses, der anfangs nur reingrüne Blätter produziert hatte, albomarginate Blätter entwickelte; aus ihren Achseln entstanden Sprosse mit durchweg weißrandiger Beblätterung.

4. Komplizierte Verhältnisse fand ich bei einer *Arabis* sp. vor. Die panaschierte Blattrosette ist in Fig. 23 wiedergegeben.

Die Verteilung der beiden Qualitäten – normalgrün und bunt — ist deutlich sektorial: der Sektor, zu welchem die Blätter 8—13 gehören, umfaßt (etwas mehr als) $5^1/_2$ normalgrüne Spreiten. Die übrigen Blätter (1—7) zeigen reichhaltige Buntheit: es befinden sich

unter ihnen zwei Blätter, welche keine normalgrünen Anteile aufzuweisen haben (2 und 7), ein normalgrünes Blatt (3) und vier Blätter (1, 4, 5 und 6), die — ähnlich wie Blatt 8 — in sektorialer Verteilung nebeneinander beide Ausbildungsformen zeigen. Besonders kompliziert ist Blatt 1 ausgefallen, das inmitten des randpanaschierten Teiles einen mittleren Sektor tiefgrünen Gewebes erkennen läßt. Übrigens entsprechen die in Fig. 23 gezeichneten Umrisse des weißen Randes stellenweise nicht mit Sicherheit der Wirklichkeit, da die Blätter des von mir untersuchten Exemplars stellenweise schon zer-

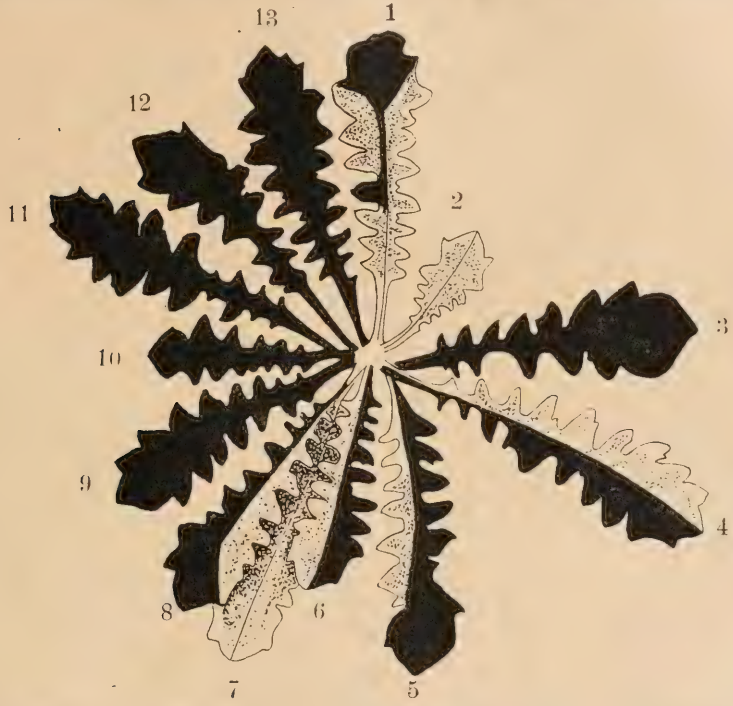


Fig. 23. Mehrere Sektoren albomarginater Panaschierung am Sproß von *Arabis* sp. Vgl. den Text.

stört waren. Aus demselben Grunde vermag ich auch nicht mit Sicherheit anzugeben, ob die Pflanze vor den panaschierten Blättern auf dem ganzen Umfang ihrer Achse normalgrüne entwickelt hat; daß solche normale Produktion vorgelegen hat, halte ich für wahrscheinlich.

Von den beiden zuerst geschilderten Fällen unterscheidet sich der vorliegende dadurch, daß die randpanaschierten Blätter hier mehreren Sektoren von geringer Breite angehören.

Hinsichtlich ihrer anatomischen Struktur sind die albomarginaten Blätter der *Arabis*-Pflanze zum *Pelargonium*-Typ zu stellen. —

Sehen wir zunächst von der *Arabis*-Panaschierung — wegen der dem beobachteten Falle anhaftenden Unsicherheiten — ab, so läßt

sich auf Grund der an *Brassica*, *Solanum* und *Moehringia* gewonnenen Befunde feststellen, daß die Randpanaschierung auftritt, ohne daß eine sektoriale Teilung der Achse in Grün und Weiß vorausgegangen wäre. Die Beobachtungen lehren, daß albomarginate Buntblättrigkeit auch ohne die von Baur beschriebene Vermittlung sektorialer Panaschierung spontan auftreten kann. Zu sektorialer Teilung des Sprosses steht aber die Randpanaschierung insofern in Beziehung, als sie selbst sektorenweise auftritt.

Sektorialbildungen der für *Brassica* und *Solanum* beschriebenen Art entsprechen den von Beyerinck[10]) erwähnten bunten Pelargonien, den von Buder[11]) erörterten hypothetischen „einseitigen" Periklinalchimären[11]) und einem der von Winkler[12]) experimentell erzeugten Mischgebilde. —

Flg. 24. Albomarginates Blatt von *Ligustrum ovalifolium*: lokale Verdrängung der farblosen subepidermalen Mesophyllschichten.

Wie bei dem geschilderten Weißkohlexemplar die ganze Pflanze aus einem normalgrünen und einem marginaten Sektor besteht, so bei *Spiraea Bumalda* (s. o.) jedes einzelne panaschierte Blatt: hier wiederholen sich im kleinen an jeder sektorial geteilten Spreite dieselben Spaltungserscheinungen, wie sie bei *Brassica* und *Solanum Balbisii* u. s. w. sich am Vegetationspunkt eines Sprosses abspielen.

V. Über inäquale Zellenteilungen und ihre Bedeutung für die Entstehung bunter Blätter.

Bei denjenigen Panaschierungen, die durch scharfe Grenzen der grünen und blassen Mesophyllanteile gekennzeichnet sind, besteht das Mesophyllgewebe — auf seine Färbung hin betrachtet — aus

10) Beyerinck, M. W., Über die Entstehung von Knospen und Knospenvarianten bei *Cytisus Adami* (Botan. Zeitg., 2. Abt., Bd. **59**, 1901, p. 113, 118).

11) Buder, 1911, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre 1911, Bd. 5, p. 209, 283, Anm. 3).

12) Winkler, H., Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde (Zeitschr. f. Bot. 1909, Bd. **1**, p. 315.

Zellen zweierlei Art: grünen und blassen; beide Zellensorten stehen nebeneinander, ohne durch Übergangsformen miteinander verbunden zu werden.

Namentlich die sektoriale Panaschierung, welche z. B. bei *Tradescantia zebrina* u. a. sehr oft internodienreiche Sprosse in der regelmäßigsten Weise zur Hälfte aus grünem, zur andern Hälfte aus weißem Gewebe sich aufbauen läßt, führt zu der Annahme, daß schon am Vegetationspunkt Zellen zweierlei Art entstehen — und zwar gesetzmäßig derart, daß an einer Seite des Vegetationspunktes lauter blasse, an der andern lauter grüne Zellen entstehen bezw. solche, deren Deszendenz grün zu werden und grün zu bleiben imstande ist, während die Nachkommenschaft der an der andern Hälfte des Vegetationskegels entstehenden Zellen jene Fähigkeiten abgehen.

Da nun jede Pflanze aus einer Eizelle entstanden ist und als solche einmal ein einzelliges Wesen dargestellt hat, muß naturnotwendig die Differenzierung in zwei Sorten von Zellen bei einer der späteren Zellenteilungen erfolgt sein. Diese Betrachtungen hat Baur bereits bei der Behandlung des Panaschierungsproblems angestellt[13]). Baur hat ferner hervorgehoben, daß kritische Zellenteilungen, bei welchen die Qualitäten der Geschwisterzellen in der angeführten Weise sich ungleich verteilen, sich auch noch in sehr späten Phasen der Entwicklung vollziehen können. Je später die kritische Zellenteilung — wir wollen sie als inäquale Teilung bezeichnen — erfolgt, um so geringer wird die Zahl der Deszendenten sein, die nach Trennung der beiden ungleich begabten Schwesterzellen entstehen; um so kleiner wird das aus gleichartigen Zellen aufgebaute Areal ausfallen, das sich irgendwie von seiner Nachbarschaft unterscheidet: handelt es sich um eine sektoriale Panaschierung eines Sprosses, so wird angenommen werden dürfen, daß die inäquale Teilung am Vegetationspunkt stattgefunden hat. Die marmorierten und pulverulenten Panaschierungen dagegen setzen inäquale Teilungen voraus, die sich in dem jugendlichen Blatt abgespielt haben — vielleicht kurz bevor die letzten Zellenteilungen in dem heranwachsenden Blatt sich vollzogen haben: in der Tat fehlt es nicht an Panaschierungsformen, bei welchen die grünen und farblosen Areale nur aus wenigen Zellen bestehen (Fig. 6 a und c).

Leider ist es nicht möglich, die inäqualen Teilungen, die zur Panaschierung führen, unmittelbar zu beobachten oder auf Schnitten durch den Vegetationspunkt die bei jenen kritischen Teilungen entstandenen Schwesterzellen als ungleich begabt zu erkennen: selbst für sehr viel spätere Stadien der Entwicklung gibt uns das Mikroskop über die Ungleichartigkeit der Zellen, aus welchen normal ergrünende

13) Vgl. Baur, a. a. O., p. 348. Küster, Pathol. Pflanzenanat., 2. Aufl., 1916, p. 17.

bezw. blasse Gewebe werden sollen, keine befriedigende Auskunft. Wir sind daher für alles, was die inäquale Zellenteilung betrifft, auf Vermutungen angewiesen.

Offenbar kann man sich von der ungleichartigen Befähigung der bei einer inäqualen Teilung resultierenden Schwesterzellen und der Ursachen jener Ungleichartigkeit verschiedene Vorstellungen machen. Entweder geht die unterschiedliche Befähigung auf ungleiche Verteilung bestimmter Zellenorgane zurück, deren Neubildung den Zellen nicht möglich ist; dadurch daß etwa bestimmte Kernanteile, Chromatophoren oder plasmatische Gebilde anderer Art, welche im Zellenleben besondere Funktionen haben und hinsichtlich ihrer Wirkung auf dieses nicht durch andere — bereits vorhandene oder durch Neubildung entstehende — Anteile ersetzt werden können, bei der inäqualen Zellenteilung nur einer Tochterzelle zufallen, würde es sich erklären lassen, daß auch die Deszendentenmassen jener beiden Schwesterzellen verschiedene Charaktere entwickeln und dauernd beibehalten — oder es bleiben beiden Tochterzellen alle Zellenorgane erhalten und die gleichen Gestaltungs- und Differenzierungsmöglichkeiten zugänglich, durch irgendwelche hypothetischen — vielleicht chemischen — Unterschiede der beiden Zellen werden aber ihre Reaktionsfähigkeiten verschieden — in dem Sinne, daß die eine der beiden Zellen ein bestimmtes Entwicklungsschicksal unter anderen äußeren Einwirkungen erfährt als ihre Schwesterzelle — oder unter gleichen Bedingungen die beiden Zellen sich ungleich verhalten und ungleichartige Gruppen von Deszendenten liefern[14]).

Diese beiden Arten der inäqualen Teilung unterscheiden sich nicht nur hinsichtlich der Zellenmorphologie voneinander, sondern auch in ihrer Bedeutung für die Ontogenie der betreffenden Pflanzenorgane dadurch, daß der erste Modus inäqualer Teilung irreversible Veränderungen in der Folge der Zellengenerationen einleitet, während nach Teilungen, die dem zweiten Modus angehören, eine Reversion im Bereich des Möglichen liegt.

Welcher Art mögen die inäqualen Teilungen sein, die der Theorie nach — bei der Ontogenese panaschierter Organe sich abspielen?

Aus den oben angeführten Gründen bleiben wir auf Hypothesen angewiesen, deren Brauchbarkeit wir an der Struktur der panaschierten Organe zu prüfen haben.

Baur hat sich zu der Frage nach der Qualität der inäqualen Teilungen dahin geäußert, daß bei den panaschierten Pflanzen zweierlei Chromatophoren in den Zellen zu vermuten wären — ergrünungsfähige und -unfähige: wenn bei der inäqualen Teilung eine Tochterzelle nur Chromatophoren der zweiten Art auf ihren Lebensweg mit-

14) Küster, Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen (Ber. d. D. bot. Ges. 1918, Bd. 36, p. 54).

bekommt, so wird sich aus ihr nur blasse Zellendeszendenz entwickeln können: Zellen, welche nur grüne Chromatophoren erben, liefern nur grüne Deszendenz; diejenigen Zellen aber, welche beiderlei Chromatophoren enthalten, können normal ergrünende und — nach inäqualer Teilung — blasse Nachkommen haben.

Ich will auf eine Kritik der Theorie um so weniger eingehen, als Baur selbst erwähnt, daß er keinen großen Wert auf sie lege[15]). Hervorzuheben bleibt, daß nach Baur's Annahme die Entstehung blasser Zellen einen irreversiblen Vorgang der Qualitätentrennung bedeutet.

Baur hätte die Theorie nicht aufgestellt, wenn sie nicht den Habitus der von ihm studierten marginat-panaschierten Pelargonien so gut zu erklären imstande wäre.

Es fragt sich, ob sie auch den Abweichungen vom Habitus gegenüber immer befriedigt.

Bei den albomarginaten Pelargonien steckt — nach Baur's anschaulichem Bild — ein grüner Gewebekern in einer farblosen Gewebehaut. Hie und da fehlt aber der farblose Mantel, und das grüne Mesophyll reicht bis zur Epidermis.

Hie und da habe ich wiederholt auf dem mattgrünen Binnenfeld der Pelargonienblätter oberseits kleine tiefgrüne Sprenkel gefunden, an welchen auch die der obersten Palissadenreihe angehörigen Zellen normal ergrünt waren. Man kann annehmen, daß diese Zellen sich von den tiefer liegenden Mesophyllschichten herleiten und nur deswegen die Epidermis erreichen, weil durch irgendeine Beschädigung an jener Stelle das subepidermale Gewebe geschwunden und durch Abkömmlinge der tiefer liegenden Mesophyllschichten ersetzt worden ist. Es ist in der Tat bei panaschierten Pflanzen z. B. bei Liguster, keine Seltenheit, daß die subepidermale Schicht — zumal auf der Blattunterseite — stellenweise verdrängt wird und nicht mehr erkennbar ist; dann stoßen die grünen Palissaden unmittelbar an die Epidermis. Ein solcher Fall ist in Fig. 24 gezeigt.

Auch bei Pelargonien tritt dergleichen ein — wenigstens dann, wenn infolge schwacher Intumeszenzbildung die normale Gewebsstruktur gestört wird[16]). Ich habe derartige Gewebeschädigungen an albomarginaten Pelargonien 1916 in großer Reichlichkeit beobachten können. Die in Rede stehenden tiefgrünen Gewebesprenkel unterscheiden sich aber von jenen so auffällig durch die große Regelmäßigkeit ihrer Mesophyllschichtenfolge, daß sie mit den genannten hyperhydrischen Anomalien kaum noch Ähnlichkeit haben.

Man weiß, daß bei Periklinalchimären, die aus spezifisch verschiedenen Komponenten sich aufbauen, eine Schädigung der äußeren

15) Vgl. Küster, Pathol. Pflanzenanat., 2. Aufl., 1916. p. 18.

16) Küster, a. a. O., p. 44ff. Lingelsheim, Eine neue Krankheitserscheinung an Kulturpelargonien (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1916, Bd. 26, p. 375).

Schichten den inneren Anteil an die Oberfläche bringen kann[17]). Es wäre vorstellbar, daß auch bei den periklinalen Panaschierungen derartiges aufträte.

Die in Fig. 2 dargestellten halbgrünen Blätter der panaschierten Pelargonien entstehen nicht nur da, wo in sektorial geteilten Achsen die Grenze der grünen und blassen Sektoren verläuft (Baur, a. a. O., s. o. Fig. 21), sondern auch als unerwartete Anomalien zwischen dem weißrandigen Laub eines marginaten Exemplars. Vielleicht ließe sich die Annahme äußern, daß solche Blätter aus Anlagen hervorgehen, die in frühen Stadien ihrer Entwicklung gröblich verstümmelt worden sind; bei der großen Regenerationskraft, die sehr jugendlichen Blättern zukommt, wäre es vorstellbar, daß die durch das Trauma beseitigten Anteile ergänzt — und zwar ausschließlich unter Beteiligung des grünen Gewebekerns ergänzt worden wären.

Form und Größe der tiefgrünen Blattanteile lassen mir allerdings diese Annahme nicht gerade befriedigend erscheinen.

Völlig versagen wird sie aber dann, wenn die an albomarginaten Blättern auftretenden grünen Areale als isolierte grüne Inseln — am Rand des Blattes oder in seiner nächsten Nähe — und durch breite farblose Spreitenanteile von dem grünen Binnenfeld getrennt sich zeigen. Wollten wir die grünen Randpartien, wie sie z. B. in Fig. 5 (*Abutilon*) dargestellt sind, entwicklungsgeschichtlich auf den grünen Gewebekern, der im mattgrünen Binnenfeld normalerweise sichtbar ist, zurückführen, so bliebe nichts anderes übrig, als eine Zerreißung der grünen zentralen Gewebemasse anzunehmen. Wohl ist bekannt, daß wucherndes Wundgewebe irgendwelche Zellengruppen aus ihrem natürlichen Verband losreißen und von diesem eine Strecke weit forttragen kann; die Bildung der randständigen Grünsprenkel in ähnlicher Weise zu erklären, wäre m. E. ohne gewagte Hilfshypothesen nicht möglich.

Große Schwierigkeiten macht schließlich die Erklärung der Grünsprenkel an sogenannten farblosen Zweigen. Ich habe oben gezeigt, daß das Auftreten solcher Grünsprenkel an panaschierten Pflanzen verschiedenster Art nicht gerade eine Seltenheit ist. Zu beachten ist, daß sie auch an Sprossen auftreten, deren Achsen nirgends einen grünen Gewebekern aufzuweisen haben, und daß die Grünsprenkel erscheinen, nachdem schon zahlreiche reinweiße Blätter gebildet worden sind. Zwar ließe sich die Möglichkeit erwägen, daß auch die Vegetationspunkte der sogenannten reinweißen Triebe Zellen beiderlei Art produzieren oder in ähnlicher oder gleicher Weise zu produzieren fähig wären wie die Vegetationspunkte grüner Triebe derselben Spezies; der Unterschied der reinweißen und der andern

17) Buder, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 1911, Bd. 5, p. 209); vgl. auch Joh. Meyer, Die *Crataegomespili* von Bronvaux (ibid. Bd. 13, 1915, p. 193).

Triebe käme dann eben dadurch zustande, daß die inäqualen Zellteilungen bei jenen besonders häufig sich wiederholten, und nur gleichsam kleinen Residuis der Zellendeszendenz die Fähigkeit zum normalen Ergrünen erhalten bliebe. Diese Annahme würde eine Ablehnung der Periklinaltheorie Baur's in sich schließen. Sie würde weiterhin voraussetzen, daß zwischen den Vegetationspunkten weißer Zweige und den der bunten Triebe wichtige Unterschiede bestehen, indem jene fortwährend inäquale Teilungen vollziehen müßten, während an den Vegetationspunkten bunter Zweige eine oder wenige inäquale Teilungen genügen, um das charakteristische Panaschierungsbild zustande zu bringen.

Diese und andere Schwierigkeiten führen mich zu der Forderung, die Lehre von der Spezifizität der blassen und grünen Zellen aufzugeben: die geschilderten Panaschierungsphänomene können am einfachsten und widerspruchslos durch die Annahme erklärt werden, daß nicht nur von grünen (bezw. zum normalen Ergrünen befähigten) Zellen sich blasse (bezw. zum normalen Ergrünen und Grünbleiben nicht befähigte) abspalten, sondern auch von blassen wieder grüne hervorgehen können. Die Veränderung der Qualitäten, welche bei inäqualen Teilungsschritten erfolgt, bedeutet demnach keine unwiderrufliche des nach ihr sich bildenden Zellenmaterials, sondern ist ein reversibler Vorgang. Sie steht hierin in prinzipiellem Gegensatz zu denjenigen inäqualen Teilungen, bei welchen Zellenorgane, die niemals und unter keinen Umständen aus anderen Bestandteilen der Zellen neu gebildet werden können, nicht auf beide Schwesterzellen sich verteilen, sondern einer von diesen vorenthalten bleiben.

Der Vorgang, daß bei einem in Vermehrung begriffenen Zellenmaterial inäquale Teilungen sich vollziehen, „neue" Charaktere auftreten und „Mutationen" wahrnehmbar werden können, und die notwendig gewordene Folgerung, daß die neuartigen Zellenformen in ihrer Deszendenz wieder Rückschläge erfahren und neben den blassen „Mutanten" wieder grüne „Ataviste" erscheinen lassen können, erinnert an gewisse Erfahrungen der Mikrobiologie.

Seit den Untersuchungen Massini's und seiner Entdeckung der Laktosevergärung durch *Bacterium coli mutabile*[18]) ist die Frage nach sprunghaft auftretenden Veränderungen der Mikroorganismen, nach ihren „Mutationen" oft und erfolgreich behandelt worden.

An Mikroorganismen der verschiedensten Art hat sich zeigen lassen, daß bei ihrer Züchtung auf geeigneten Nährböden in größerer oder geringerer Anzahl Individuen nachweisbar werden, welche andere Eigenschaften als das Ausgangsmaterial haben, und deren neue Qualitätenmischung bei ihrer Deszendenz konstant bleibt. Es hat sich

18) Massini, Über einen in biologischer Hinsicht interessanten *Coli*-Stamm (*Bacterium coli mutabile*). Ein Beitrag zur Variation der Bakterien. (Arch. f. Hygiene 1907, Bd. 61, p. 250).

ferner zeigen lassen, daß die neuen „Mutanten" zur Stammform zurückschlagen, aus den Mutanten „Atavisten" werden können[19]).

Auch in diesen Fällen scheint es sich um Qualitätenveränderungen zu handeln, welche unvermittelt bei einer Zellenteilung auftreten. Dadurch werden die von den Bakteriologen studierten Fälle den uns interessierenden an bunten Pflanzen sich abspielenden Vorgängen der inäqualen Teilung vergleichbar. Der wissenschaftlichen

Fig. 25 a.

Erforschung sind letztere wegen der Größe der in Betracht kommenden Zellen besser zugänglich als die an Mikroben auftretenden Prozesse, — anderseits eröffnet die Möglichkeit, bei Kultur der Mikroorganismen die Zellen der von einem Individuum sich ableitenden Deszendenz voneinander zu trennen und auf der Kulturplatte jede einzelne zu beliebig vielen weiteren Teilungen zu bringen. Wege zur Erforschung der Zellmutation, die gegenüber dem Zellenmaterial der höheren Pflanzen verschlossen bleiben. Die von Beyerinck studierte panaschierte *Chlorella* vermittelt als kultivierbarer „bunter Mikrobe", der normalgrüne und blasse Zellen zu produzieren vermag[20]), zwischen den buntblättrigen Zierpflanzen einerseits, dem Forschungsgebiet der Mikrobiologen anderseits.

19) Vgl. z. B. Beyerinck, M. W. Mutationen bei Mikroben (Folia microbiologica Bd. 1, 1912, p. 1). Baerthlein, Über Mutationserscheinungen bei Bakterien (Arb. k. Gesundheitsamt, 1912, Bd. 40, p. 433—536).

20) Beyerinck, M. W., *Chlorella variegata*, ein bunter Mikrobe (Rec. trav. bot. néerland. 1904, Bd. 1, p. 14; vgl. Zentralbl. f. Bakteriol., Abt. II, 1905, Bd. 14, p. 338), Beyerinck, 1912, a. a. O.

Namentlich aus den Ergebnissen Beyerinck's ist bekannt, daß bei der Mutation der Bakterien aus einer Stammform Mutanten der verschiedensten Art sich ableiten, bei den hypothetischen inäqualen Teilungen die Trennung der Qualitäten also in der verschiedensten Weise erfolgen kann[21]). Ich halte es für wahrscheinlich, daß auch bei den

Fig. 25 c.

Fig. 25 b.

Fig. 25 c.

Fig. 25. Ungleichartige Panaschierung an den Blättern des nämlichen Jahrestriebes (*Acer pseudo-platanus* var. *Leopoldii*). a Blatt mit sektorialer Teilung, ein Sektor ist pulverulent gezeichnet, der Rest des Blattes ist blaß; b Blatt mit grober Sprenkelung; c Blätter mit normal-grünen, pulverulenten und blassen Sektoren. $^2/_3$ d. nat. Gr.

inäqualen Teilungen der höheren Pflanzen nicht nur immer die Fähigkeit zum normalen Ergrünen das Unterscheidungsmerkmal zweier ungleich begabter Schwesterzellen ausmacht, sondern daß auch Aufspaltungen anderer Art sich vollziehen können — auch bei Material und Arten, bei welchen heterozygotischen Charakter vorauszusetzen

21) Vgl. z. B. Beyerinck, 1912, a. a. O., p. 35.

kein Grund vorliegt[22]). Vielleicht treten auch bei den höheren Pflanzen Zellmutationen auf, die sich sehr viel schwerer nachweisen lassen als die durch unterschiedliche Pigmentierung ausgezeichneten Mutanten der panaschierten Pflanzen. Offenbar lassen sich bei den Mikroben — durch Kultur auf verschiedenen Nährböden und auf anderen Wegen — die Qualitäten vieler Mutanten besser prüfen und diese leichter als solche erkennen als analoge Mutanten im Zellenverband höherer Pflanzen. —

Auch darin scheint das Forschungsmaterial der Mikrobiologen günstigere Aussichten zu gewähren als das uns beschäftigende, daß die Frage nach den Ursachen, welche zu inäqualen Teilungen führen, bei den Mikroben leichter in Angriff zu nehmen sein dürfte als bei den höheren Pflanzen.

Einigermaßen entmutigend muß es wirken, daß auch den Bakterien gegenüber die Frage nach den Lebensbedingungen, unter welchen die Mutationen auftreten, noch wenig erforscht ist. Beyerinck gibt allerdings einige Anhaltspunkte zu ihrer Beurteilung und stellt namentlich fest, daß in alternden Kulturen sich Mutanten sehen lassen, daß man andererseits durch fortgesetztes Überimpfen das Mutieren der Mikroben verhindern kann.

Über die Bedingungen, welche bei den höheren Pflanzen zu abnormen inäqualen Teilungen und insbesondere zur Panaschierung führen, sind wir noch völlig im unklaren. Vier Kategorien von Beobachtungen glaube ich hier anführen zu sollen, die vielleicht Fingerzeige für die künftige entwicklungsmechanische Erforschung des Panaschierungsproblems abzugeben imstande sind.

1. Die Neigung zur inäqualen Teilung und zur Entwicklung der von solchen sich herleitenden Buntblättrigkeit ist bei verschiedenen Familien und Gattungen verschieden. In den verschiedensten Teilen Deutschlands habe ich bestätigt gefunden, daß man an freudig grünenden Kleefeldern nur ausnahmsweise nach panaschierten Exemplaren vergeblich sucht; Kartoffelfelder geben nur sehr selten positiven Befund, obwohl, wie wir früher hörten, für die Gattung *Solanum* Panaschierungen der verschiedensten Art bereits bekannt sind. Die verschiedenen Arten der Gattung *Rumex* fallen sehr oft bunt aus, Kohlfelder liefern buntblättrige Pflanzen der allerverschiedensten Art — mit sektorialer, marmorierter, pulverulenter und marginater Panaschierung — und unter den Holzgewächsen der einheimischen Flora übertrifft *Acer campestre* alle anderen durch die Häufigkeit, mit der er bunte Zweige und Blätter liefert. Auch an Ulmen und Buchen

22) Küster, E., Die Verteilung des Anthocyans bei *Coleus*-Spielarten (Flora, 1917, Bd. 110, p. 1). Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen (Ber. d. D. bot. Ges. 1918, p. 36, Bd. 54). Über sektoriale Panaschierung und andere Formen der sektorialen Differenzierung (Naturw. Monatshefte f. d. biol. u. s. w. Unterricht 1919, p. 37).

sind bunte Zweige nicht gerade selten, während an der Linde und Eiche ich noch niemals spontan auftretende Buntheit entdeckt habe.

2. In verschiedenen Entwicklungsphasen eines Sprosses bezw. eines Vegetationspunktes ist die Neigung zur inäqualen Zellenteilung

Fig. 26.

Fig. 27 a.

Fig. 27 b.

Fig. 27 c.

Fig. 26. Marmoriertes Blatt von *Ulmus campestris*. Die mattgrünen punktiert eingetragenen Areale liegen vorzugsweise an der Mittelrippe. $^1/_2$ d. nat. Gr.

Fig. 27. Grünrandige Blätter von *Hydrangea (H. nivalis?)*. a unsymmetrisches Binnenfeld; b dichotom gespaltenes Binnenfeld; bei durchfallendem Licht gezeichnet, so daß die mattgrünen Stufen erkennbar werden; c kompliziertere Zeichnung, sektoriale Gliederung und pulverulente Mosaikzeichnung. $^2/_3$ d. nat. Gr.

nicht immer die gleiche. Besonders auffällig ist der Wechsel der Panaschierung, der sich an den Zweigspitzen eines von mir jahrelang beobachteten Ahorns (*Acer pseudo-platanus* var. *Leopoldii*) be-

merkbar macht: die ersten Blattpaare eines Jahrestriebes sind meist sektorial geteilt und regelmäßig pulverulent gezeichnet (Fig. 25 a), die letzten erheblich kleineren Blätter desselben Triebes zeigen nicht grüne Sprenkelung, sondern zusammenhängende normalgrüne Felder von ansehnlicher Ausdehnung (Fig. 25 c). Zwischen jenen und diesen vermitteln zuweilen Blätter mit grober Sprenkelung (Fig. 25 b). Nach unserer oben erörterten Annahme entstehen um so kleinere Grünfelder oder Grünsprenkel, je später im Entwicklungslauf eines Organs die letzten inäqualen Teilungen sich vollziehen. Bei genannter Ahornform spielen sich demnach in den jugendlichen Blättern an der Basis des Jahrestriebs länger inäquale Teilungen ab als in den später folgenden Blättern.

3. Nicht alle Teile einer Spreite lassen die Wirkungen inäqualer Teilungen mit gleicher Häufigkeit erkennen.

Bevorzugte Stellen für Zellenmutation sind vor allem die Blattränder. An ihnen erfolgen Abspaltung blasser Deszendenten in großer Zahl — vor allem wäre an die für *Sambucus* geschilderte albomarginate Panaschierung zu erinnern; ob die weißen Ränder der Pelargonien nur aus Deszendenten der nach Baur schon am Vegetationspunkt durch besondere Qualifikation ausgezeichneten beiden äußeren Zellenlagen abstammen, oder ob auch die Abkömmlinge tiefer liegender Schichten durch Produktion blasser Mutanten den weißen Rand noch verbreitern helfen, mag dahingestellt bleiben. Ferner ist an die tiefgrünen Randareale von *Abutilon* zu erinnern (Fig. 5) und die Grünsprenkel weißer Zweige, die bei vielen Arten (*Acer negundo* u. a.) sich mit Vorliebe oder sogar ausschließlich am Blattrand sich finden, hinzuweisen.

Weiterhin wäre der panaschierten Ulmen hier zu gedenken. Es scheint, daß in ihren Blättern zuweilen in der Nachbarschaft der Mittelrippen besonders günstige Bedingungen für das Auftreten inäqualer Teilungen verwirklicht sind; wenigstens finden sich die Grünsprenkel weißer Ulmensprosse mit deutlich erkennbarer Bevorzugung in nächster Nähe der Mittelrippen. Die Marmorierung der in den Gärten kultivierten Ulmen zeigt im allgemeinen völlig gleichmäßige bezw. gesetzlose Verteilung der grünen oder blassen Areale über die Spreitenfläche; ein von mir gefundenes wildwachsendes Exemplar der *Ulmus campestris* war dadurch ausgezeichnet, daß sich die mattgrünen Felder seiner Spreiten vorzugsweise den Mittelrippen anschlossen (vgl. Fig. 26).

Eine sehr schöne kontrastreiche Panaschierung, die ich an einer Hortensie beobachten konnte (*Hydrangea niralis?*), wird in Fig. 27 dargestellt; die Spreiten haben ein schneeweißes Binnenfeld, das bemerkenswerterweise den Mittelrippen oder stärkeren Seitennerven des Blattes folgt.

Auch die Häufigkeit, mit der grüne Sprenkel bei manchen *Pelargonium*-Spielarten gerade die Nebenblätter bevorzugen, gewinnt in diesem Zusammenhang an Interesse.

4. Durch Zurückschneiden panaschierter Holzgewächse gelingt es in manchen Fällen, die Buntblättrigkeit besonders reich werden zu lassen, oder Exemplare, die „träge" geworden waren, wieder zur Bildung panaschierter Blätter und Sprosse anzuregen. Daß an altem Holz sich nicht selten „reinweiße" Sprosse zeigen, war schon früher zu erwähnen. Auf Beobachtungen, die ich an zurückgeschnittenen Exemplaren und über ihre gesteigerte Buntblättrigkeit sammeln konnte, wird in anderem Zusammenhange zurückzukommen sein. Über die Faktoren, die in Knospen des alten Holzes wirksam zu sein und auf die inäqualen Teilungen und das Auftreten von Panaschierungen Einfluß zu haben scheinen, lassen sich zurzeit keine näheren Angaben machen.

Bonn, Juli 1918.

Nochmals über das „Knacken" beim Rentier.

Von E. Mohr, Hamburg.

Vor einiger Zeit veröffentlichte ich in dieser Zeitschrift (9) einen kleinen Aufsatz, in dem ich sagte, daß die Literatur über das Knacken beim Rentier recht spärlich sei und ich selbst nur bei Brehm gefunden hätte, daß er sich mit der Frage nach der Ursache dieser Erscheinungen befaßt. Es ist jedoch eine kleine, wenn auch spärliche Literatur darüber vorhanden, und es sind schwedische Forscher gewesen, die sich damit befaßt haben, die ja erklärlicherweise leichter zur Beobachtung von Rentieren kommen können als solche südlicherer Gegenden, die nur auf die Insassen von zoologischen Gärten angewiesen sind.

In einer laut Umfrage auf deutschen Büchereien nicht vorhandenen schwedischen Zeitschrift findet sich ein kleiner Aufsatz von Erik Bergström (7), der nicht nur eine erfreuliche Zusammenstellung der schwedischen Literatur über unseren Gegenstand bringt, sondern auch über neue, eigene Versuche berichtet. Da nun einerseits schwedisch geschriebene Arbeiten — zumal die älteren — in Deutschland leicht übersehen werden und es andererseits ganz wünschenswert ist, die Literatur über ein so spezielles Kapitel möglichst beieinander zu haben, halte ich es für ganz nützlich, eine kurze Besprechung der schwedischen Arbeiten vorzunehmen, die mir nun bis auf Nilsson (3) entweder selbst oder in vollständigem Zitat zugänglich sind.

Linné (1) war anfangs der Ansicht, das Knacken entstünde weder in den Hufen noch im untersten Gelenk. Doch später meinte

er, daß es von den Hufen selbst herrührte, die innen ausgehöhlt seien[1]). Wenn nun das Tier auf dem Fuße steht, sind die Klauen gespreizt; aber sobald der Fuß aufgehoben wird, sollten die Spitzen der Hufe zusammenfallen und dadurch das knarrende Geräusch hervorbringen. Dies meinte er durch Anlegen seiner Hand an den Rentierfuß bestätigt zu finden.

Linné fand jedoch bald Widersacher. Hollsten (2) verlegt den Laut in das Innere der Zehenglieder und sagt (in der Übersetzung von Ekman) (6): „Unterhalb des großen Knochens des äußersten Zehengliedes sitzt ein kleiner Knochen[2]), welcher, wenn das Ren geht, so laut knackt, daß es auf 100 Schritt Entfernung gut gehört werden kann."

Auch Nilsson (3) war anderer Ansicht als Linné, schloß sich aber weder diesem noch Hollsten an, sondern meinte[3]), das Knacken habe äußere Ursachen, aber nicht im Zusammenschlagen der großen Hufe des gleichen Fußes, sondern zwischen den inneren Afterklauen der Nebenfüße (der beiden Vorderfüße oder der beiden Hinterfüße), die er miteinander in Berührung kommen sah, wenn die Rener gingen oder sprangen.

Der nächste Autor, der sich mit unserer Frage befaßt, ist von Düben (4). Durch ihn wird zum ersten Male der später nur von Bergström beachtete und wiederholte Versuch gemacht, den Entstehungsort des Lautes höher als in die Zehenglieder, das Fesselgelenk, zu verlegen, denn er sagt, das Knacken müßte seine Ursache haben in den Sehnen für den Musculus tibialis posticus oder für andere Streckmuskeln des Fußes, die in ihren Furchen gleiten.

Bald darauf veröffentlichte Brehm (5) die von mir (9, p. 178) wörtlich zitierten Überlegungen und Versuche, nach denen er zu der Überzeugung kommt, daß das Knacken unmöglich äußere Ursachen haben kann, sondern im Inneren der Gelenke entsteht, wenn er auch aus dem bekannten Versuch des Umwickelns mit Leinewand irrige Schlüsse zieht.

Viele Jahre später beschäftigte Ekman (6) sich mit dieser Frage. Er beleuchtet zunächst die Ansichten von Linné, Nilsson, Hollsten und von Düben, wobei er aber die von v. Düben ganz offenbar und die von Nilsson, soviel Bergström's Referat zu entnehmen ist, wahrscheinlich nicht im Sinne der Autoren selbst wiedergibt. Dann sagt er weiter (p. 31): „Sehr gute Gelegenheit zu einer näheren Untersuchung boten diejenigen Rene dar, welche als Lasttiere benutzt wurden und durch das tägliche Umgehen mit

1) Offenbar ist damit gemeint, daß die inneren Ränder der beiden Haupthufe auch in der Ruhelage meist nicht genau aufeinander passen, sondern sich nur die Hufspitzen berühren.

2) Offenbar der Sesamoidknochen (Ekman).

3) Nach Bergström.

den Menschen völlig zahm waren, während bekanntlich die übrigen „zahme Renen" ihrem Gemüt nach mehr wild als zahm sind. Mehrmals lag ich am Boden, das Ohr dicht an den Füßen der Tiere, und konnte natürlich in dieser Weise die näheren Umstände sehr genau beobachten, und immer machte ich dieselbe Wahrnehmung: der Laut entsteht nicht, wenn der Fuß aufgehoben wird, sondern immer nachdem er niedergesetzt worden ist, und zwar in dem Augenblick, wo das Tier das Körpergewicht auf das betreffende Bein hinüber verlegt. Dies war mit aller wünschenswerten Deutlichkeit festzustellen, wenn das Tier weiden ging und die Füße sehr langsam hob und niedersetzte. Bei solchen langsamen Bewegungen ist es ja übrigens undenkbar, daß die Hufe hinreichend stark aneinander schlagen könnten, um ein auf viele Meter Abstand deutlich hörbares Knacken hervorzubringen. Schon bevor der Laut gehört wird, sind die beiden Hufe beim Niedersetzen ziemlich weit voneinander entfernt worden, und daß die oben geäußerte Ansicht richtig ist, kann somit keinem Zweifel unterliegen."

Ich selbst sagte über die zeitliche Entstehung des Lautes (9, p. 179): „Es ist mühsam zu beobachten, ob das Knacken der Rentierfüße beim Aufsetzen oder beim Aufheben geschieht; aber ich glaube doch, nachdem ich monatelang mehrere Tiere daraufhin beobachtet habe, mit Sicherheit das Letztere annehmen zu müssen."

Wenn Ekman nun sagt: „Der Laut entsteht nicht, wenn der Fuß aufgehoben wird, sondern immer nachdem er niedergesetzt worden ist," so sieht das auf den ersten Blick aus, als ob wir gerade entgegengesetzter Meinung seien. Aber wenn man den Nachsatz „und zwar in dem Augenblick, wo das Tier das Körpergewicht auf das betreffende Bein hinüberverlegt", mit in Betracht zieht, zeigt sich, daß wir doch der gleichen Ansicht sind, und nur Ekman sich offenbar in der Zeitform vergriffen hat. Es handelt sich nämlich nicht darum, wann der Fuß den Boden berührt, also im landläufigen Sinne der Fuß niedergesetzt ist, sondern darum, wann er seine tiefste Stellung erreicht hat. Solange das Tier das Körpergewicht noch nicht endgültig auf das betreffende Bein hinüberverlegt hat, klaffen die Hufe noch nicht am weitesten, kann der Fuß also noch fester aufgesetzt werden. Ekman müßte also nicht sagen: „In dem Augenblick, wo das Tier das Körpergewicht auf das betreffende Bein hinüberverlegt," sondern „hinüberverlegt hat". Ist das geschehen, so wird der Fuß nicht weiter gesenkt, sondern durch die allgemeine Vorwärtsbewegung des Körpers hebt er sich von dem Momente an, da nun die Gelenke sich wieder lockern, entspannen können. Das habe ich gemeint, wenn ich sagte (p. 179): „In dem Augenblick, in dem das Tier den Fuß wieder zu heben beginnt, entspannt sich die Synovialhaut . . . also bei der Entspannung tritt das Geräusch ein." Ich glaube, Ekman hat das-

selbe gemeint, nur ist bei ihm besonders durch den Satz: „Der Laut entsteht nicht, wenn der Fuß aufgehoben wird,“ etwas anderes ausgedrückt als beabsichtigt war.

Bergström (7) unterzog die Frage des Knackens mit Thore Fries zusammen einer neuen Kritik, als er im Winter 1909 mit ihm gleichzeitig in Karesuando weilte (p. 85). Ein Ren wurde für diese Beobachtungszwecke geschlachtet, und unmittelbar nach dem Tode des Tieres wurden Biegungsversuche mit den Gliedmaßen angestellt, die ein höchst überraschendes Ergebnis zeitigten. Trotz der eifrigsten Versuche mit den Zehengliedern konnte nichts dem Knacken ähnlich Klingendes hervorgebracht werden. Aber als man dann Fersen- und Handgelenke bog und streckte, hörte man den Laut scharf und deutlich. Bei Versuchen mit anderen Gelenken, die noch höher am Bein lagen, also mit Knie- und Ellbogengelenken, blieb das Geräusch ebenfalls aus. Leider konnte man dem Problem nicht noch näher kommen, da das Knacken aufhörte, als die Totenstarre eintrat.

Ich muß gestehen, daß ich nach der Lektüre dieser Feststellungen zunächst einigermaßen ratlos war, denn an der Richtigkeit der Beobachtung von Bergström kann man sich nicht gut zu zweifeln erlauben. Den Versuch zu wiederholen, fehlt es uns zu Lande an Material, und wenn man auch sofort benachrichtigt wird, wenn in einem Tiergarten ein Ren eingeht, ist doch stets die Totenstarre bereits eingetreten, ehe man zur Stelle sein kann. Da außerdem unser einziges noch lebendes Ren in Hamburg einen erfreulich lebenslustigen Eindruck macht, hat es auch keinen Zweck zu warten, bis es als Objekt für derartige Versuche verfügbar ist. So besuchte ich das Tier also wieder fleißig. Ich habe oft neben ihm gestanden, auch neben ihm auf der Erde gehockt mit der festen Absicht, das Knacken in den Hand- und Fersengelenken zu hören, aber es war mir trotz redlicher Bemühung nicht möglich: für mich kam der Laut immer aus dem Fesselgelenk, wie ich auch stets durch das Gehör unterscheiden kann, ob ein vor mir stehender oder sitzender Mensch in den Knien oder in einem der Fuß- oder Zehengelenke knackt. Ich glaube nicht, daß ich mich um die Länge des Metacarpus in der Lokalisierung des Lautes täuschen könnte. Bergström allerdings sagt von sich (p. 86, übersetzt): „Zum Beweis dafür, daß die Gehörwahrnehmung auf vorgefaßter Meinung beruht, will ich hervorheben, daß ich nach dem genannten Experiment nicht länger den Laut als von den Zehen ausgehend wahrnehmen kann. Für mich hört er sich nunmehr an als im Hand- oder Fersengelenk lokalisiert.“

Da die Schweden, wie Ekman's Ausführungen zu entnehmen ist, die Möglichkeit haben, mit vollkommen zahmen Renern umzugehen, dürfte die Frage nach dem Entstehungsort des Knackens

leicht gelöst werden können mit Hilfe des modernen Stethoskop nach Snoften. Hierbei muß das untere Ende des Apparates an den betreffenden Teil des Fußes angeschnallt werden, während der Beobachter an den oberen Enden hört. Die Verbindung ist lang genug, um dem Tiere Bewegung zu gestatten, ohne den Beobachter dabei zu belästigen. Wenn der Apparat einmal am Fesselgelenk und einmal am Hand- oder Fersengelenk angeschnallt würde, muß sich ja ohne weiteres das Resultat zeigen. Es ist dies aber ein Versuch, den wir bei uns in Deutschland nicht machen können, da unsere Rene zwar die übliche Tiergartenzahmheit besitzen, sich aber nur ungern anfassen lassen und bei solchen Versuchen wie dem beschriebenen vollends nervös und unbrauchbar werden würden.

Damit, daß ein späterer Beobachter Bergström's Wahrnehmung vorläufig nicht zu machen imstande ist, ist aber die Tatsache nicht aus der Welt geschafft, daß sich hier etwas Neues nicht erklären läßt. Ich bin einstweilen geneigt, das beobachtete Knacken in den Hand- und Fersengelenken nach dem Tode, das vielleicht nach Aufhören der Totenstarre wieder hätte beobachtet werden können, für etwas anderes zu halten als das Knacken beim lebenden Tier. Vielleicht handelt es sich um die Wirkungen etwaiger postmortaler Veränderungen, die die Funktion der Gelenke beeinflußt haben könnten, die allerdings sehr schnell hätten eingetreten sein müssen. Mir ist sonst nicht klar, weshalb das Knacken aufhören sollte, wenn dem lebenden Tiere Leinewand um die Zehen gewickelt wird und wenn es im Schnee und Schlamm mit den Hufspitzen vorweg einsinkt. Dadurch werden Hand- und Fersengelenke in keiner Weise behindert, hätten also durchaus keinen Grund, das Knacken einzustellen. Ebensowenig kann ich damit die Tatsache in Einklang bringen, daß die Kälber erst nach Verringerung des Phalangenwinkels anfangen zu knacken. Den Winkel zwischen Mittelfußknochen und Unterschenkel kann man nämlich keineswegs dafür verantwortlich machen. Dieser ist zwar bei verschiedenen Tierarten sehr verschieden, wie leicht ein Vergleich z. B. zwischen den Hinterbeinen -- die Vorderbeine zeigen erklärlicherweise solche Unterschiede nicht — vom Bison und dem viel steiler gestellten Zebu zeigt, ist bei derselben Tierart aber in der Jugend wie im Alter gleich. So interessant also Bergström's Untersuchungen an sich auch sind, können sie mich vorläufig in meiner Auffassung über den Ort und die Art des Zustandekommens vom Knacken nicht schwankend machen.

Man hat mir inzwischen mehrfach vorgehalten, daß ein relativ so kleiner Raum, um den es sich im Gelenk ja nur handelt, unmöglich ausreichen könnte, um einen Laut von der Stärke des Knackens hervorzubringen. Anfänglich war ich selbst einigermaßen zweifelhaft, aber wenige Versuche mit dem sogenannten Wasserhammer über-

zeugten mich bald von der Möglichkeit. Durch diesen einfachen Apparat wird ein außerordentlich scharfer, metallisch harter Laut hervorgebracht, der die Stärke im Knacken des Rentierfußes noch um vieles übertrifft. Daß mit der von mir (9, p. 179) gegebenen Erklärung das Problem endgültig gelöst sei, habe ich nie behauptet, aber nach den bisherigen Überlegungen und dem augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse von den Gelenkgeräuschen überhaupt, scheint sie mir zum mindesten als Provisorium lebensfähig zu sein.

Die Liste der knackenden Tiere kann ich inzwischen noch um einige vermehren, wenn ich auch seit Erscheinen des ersten Aufsatzes nicht in viele fremde Tiergärten gekommen bin. So besinne ich mich darauf, daß der Steinbock im Düsseldorfer Garten und die afrikanischen Zwergziegen in Leipzig deutlich knacken.

Literatur.

1. 1732. Linné, C. v. Iter lapponicum. In Carl von Linné's ungdomskrifter, utgifna af K. Vetensk. Akad. II. Stockholm 1889.
2. 1774. Hollsten, J. Afhandling om Renen. K. Vet. Ak handl. Stockholm
3. 1847. Nilsson, S. Skandinavisk Fauna I. Däggdjuren. Lund.
4. 1873. Düben, G. v. Om Lappland och lapparna. Stockholm.
5. 1873. Brehm, A. E. Tierleben, Die Säugetiere. Bd. 3. Leipzig.
6. 1907. Ekman, S. Die Wirbeltiere der arktischen und subarktischen Hochgebirgszone im nördlichsten Schweden. In: Naturw. Unters. d. Sarekgebirges in Schwedisch-Lappland. Stockholm.
7. 1911. Bergström, E. En iakttagelse öfver renens knäppning. Fauna och Flora. Uppsala.
8. 1916. Hilzheimer, M In Brehm's Tierleben, Säugetiere. Bd. 4. Leipzig.
9. 1917. Mohr, E. Über das „Knacken" bei einigen Paarhufern, besonders beim Renntier. Biolog. Zentralbl., Bd. 37. Leipzig.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band **Juni 1919** **Nr. 6**

ausgegeben am 30. Juni 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: J. S. Szymanski, Über den Antrieb. S. 257.
R. Demoll, Antwort auf die Kritik von v. Buddenbrock. S. 266.
H. Sikora, Vorläufige Mitteilung über Mycetome bei Pediculinen. S. 287.

Über den Antrieb.

Von J. S. Szymanski, Wien.

(Mit 2 Figuren.)

Die Ausdehnung des Gesetzes der Kontinuität des Geschehens auf die Lebensvorgänge führte zur Erkenntnis der Bedingtheit der motorischen Reaktion durch den auslösenden Reiz.

Die theoretisch abgeleitete methodische Formel — keine Reaktion ohne auslösenden Reiz — vermochte indes nicht, die Mannigfaltigkeit der zu erklärenden Erscheinungen restlos zu umfassen.

Es wurden nur zu oft Fälle bekannt, in welchen der gleiche auslösende Reiz einmal eine prompte, dann wieder gar keine bezw. abweichende Reaktion hervorrief. Diese Variabilität des Verhaltens empfand man zunächst als störend für den erwarteten Versuchsverlauf. Erst allmählich ist aus der unangenehm empfundenen Störung ein Problem geworden; man prägte für die Abweichungen von den als Norm angesehenen Verhaltungsweisen die Hilfsbegriffe der Umstimmung, der Reflexumkehr und Ähnliches.

Diese Begriffe blieben einstweilen ziemlich inhaltsleer; sie harrten einer weiteren Präzisierung und Unterordnung unter einem allgemeineren, physiologisch genauer definierbaren Oberbegriff. Den letzteren aufzustellen, war eine Denkforderung, der sich kaum ein Forscher, der sich je mit diesen Fragen befaßt hatte, entziehen konnte. Die fehlende Einförmigkeit des Reaktionsablaufes trotz des gleich bleibenden auslösenden Außenreizes kann man mit gutem Recht auf die in ihrer Qualität und Intensität wechselnden Erregungszustände des Organismus zurückzuführen versuchen. Der Zustand der gesteigerten Erregbarkeit bewirkt eine bestimmte Einstellung der Rezeptionssphäre auf die Reize der Außenwelt, sensibilisiert die Rezeptoren im Sinne einer selektiven Auslese und der Auswertung der Reize und schreibt infolgedessen die Richtung der motorischen Reaktion vor.

Die Gesamtheit der Merkmale eines Erregungszustandes in seiner Wirksamkeit auf das Zustandekommen einer motorischen Reaktion läßt sich im Begriffe des Antriebes zu einem logischen Gebilde zusammenfassen.

Wenn man von diesem Begriff das ihm von altersher anhaftende transzendente Gepräge einer causa sui wegdenkt, so bedeutet der Antrieb nichts weiter als eine Steigerung der spezifischen Erregung, die das Individuum zur Stiftung bestimmter sensomotorischen Verknüpfungen disponiert.

Der Reizkomplex, der den Antrieb sich geltend machen läßt, kann sich sowohl aus den äußeren wie auch den inneren Reizen zusammensetzen.

Als Paradigma antreibender Innenreize seien Hungerreiz, Geschlechtsreiz u. dgl. mehr erwähnt; Beispiele für die antreibenden äußeren Reize liefern die überoptimale Temperatursteigerung des Leberaumes, die überoptimalen Lichtverhältnisse (insb. in ihrer Wirkung auf die in Dunkelheit lebenden Tiere), Durchnässung des Körpers bei vielen Insekten[1]) u. s. f.

Die motorische Äußerung des Antriebes macht sich zunächst in einer gesteigerten, ziel- und planlosen Beweglichkeit (Suchbewegungen) kund. Die Suchbewegungen werden erst durch die Einwirkung eines neuen Reizes (effektiver Reiz), auf dessen Rezeption der Organismus im gegebenen Momente besonders eingestellt ist, zu geordneten motorischen Reaktionen (Aneignungs- bezw. Abweisungshandlung) erhoben.

Die effektiven Reize gehören in der Regel der Außenwelt (Futter, Weibchen u. s. f.) und bloß in den Ausnahmsfällen der Innenwelt des Tieres selbst an (z. B. die Putzreflexe der Insekten unter der Einwirkung von zentralen Reizen).

1) Vgl. meinen Aufsatz über „Das Verhalten der Landinsekten dem Wasser gegenüber“ (Biol. Zentralbl. 1918, S. 342).

Das Verhältnis zwischen den antreibenden und effektiven Reizen kann sich zweierlei gestalten. Das weitaus häufigste Verhältnis ist das oben erwähnte, d. h. die antreibenden Reize fallen nicht mit den effektiven zusammen; so können z. B. die Vorgänge im Darmkanal als antreibender, das Futter als effektiver Reiz dienen. Es kann jedoch in anderen Fällen der antreibende Reiz sich mit dem effektiven decken; die Rezeption des Feindes wirkt z. B. gleichzeitig als antreibender, d. h. den Zustand der spezifischen Erregung herbeiführender, und effektiver, d. h. die Bewegungsrichtung bestimmender Reiz. Für die feinere Analyse des Antriebes kommt die Prüfung einiger Bedingungen, die für die Entstehung und die nachträgliche Ausführung neuer Gewohnheitshandlungen vorausgesetzt sein müssen,besonders in Betracht.

Es lassen sich durch diese Prüfung drei Fragen dem Verständnis näher bringen. Und zwar läßt sich zunächst die unbedingte Notwendigkeit des Antriebes zur Ausführung einer Handlung demonstrieren; dann läßt sich ein Einblick in die abnehmende Wirksamkeit eines Antriebes in Abhängigkeit von der abnehmenden Intensität desselben gewinnen. Schließlich läßt sich die verschiedene Valenz verschiedener Antriebsqualitäten nachweisen.

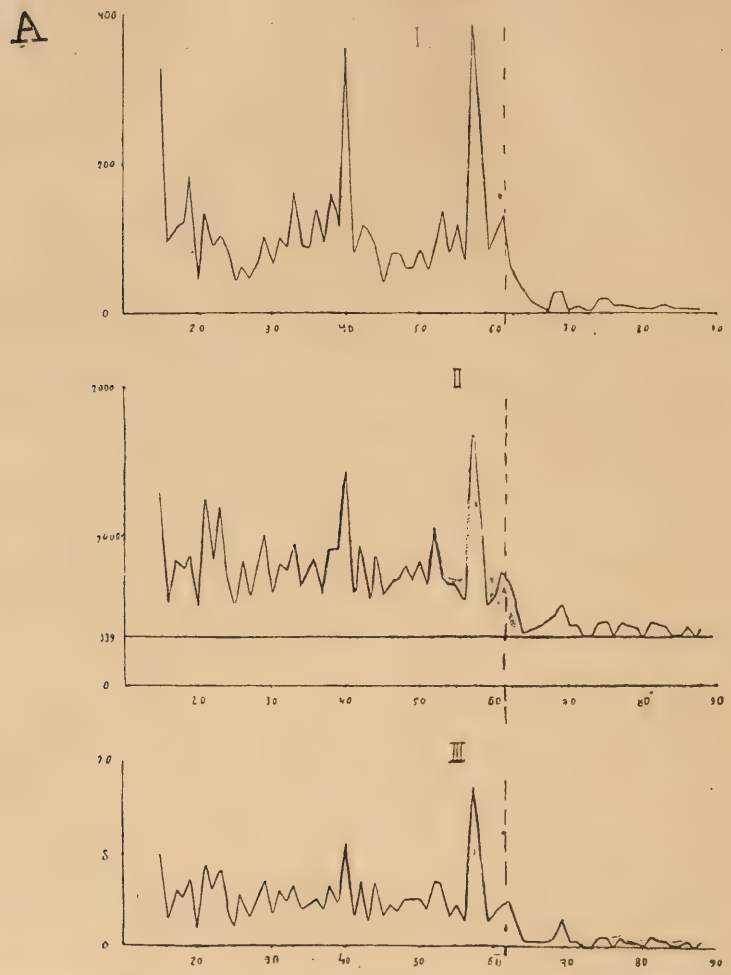
Die Notwendigkeit eines Antriebes von genügender Intensität für die Ausbildung einer Gewohnheitshandlung demonstrieren am eklatantesten jene Fälle, in denen einerseits das gleiche Tier außerstande war, bei einem geringeren Antrieb eine Gewohnheitshandlung auszubilden, andererseits aber bei Eingreifen eines stärkeren Antriebes und sonst gleich bleibenden übrigen Bedingungen die gleiche Handlung prompt und schnell zu erlernen vermochte. So z. B. konnten weiße Ratten nicht erlernen ein einfaches Labyrinth auf dem kürzesten Wege zu durchlaufen, wenn bloß der Erregungszustand, der das Entfernen aus dem Nest herbeiführt, als Antrieb diente; es ließ sich jedoch die gleiche Handlung in kurzer Zeit ausbilden, nachdem der Hunger als Antrieb gewirkt hatte. Gleichfalls erlernten Katzen bei einem ungenügenden Antrieb (schwacher Hunger) nicht — wohl aber bei einem solchen von starker Intensität (starker Hunger) —, den Futterkäfig auf dem kürzesten Wege zu finden (Fig. 1 A u. B).

Die Tatsache, daß die Wirksamkeit eines Antriebes sich mit abnehmender Intensität desselben verringert, wurde besonders deutlich durch jene Fälle nachgewiesen, in welchen die fehlerlose Ausführung einer bereits perfekt ausgebildeten Gewohnheitshandlung infolge der Abnahme der Antriebsintensität verhindert wurde.

So zeigten Versuche an weißen Ratten, daß die Tiere, die bereits perfekt erlernt hatten, ein Labyrinth auf dem kürzesten Wege zu durchlaufen, diese Handlung nicht fehlerlos auszuführen vermochten, falls der Antrieb, der bei dem Lernvorgang wirkte, sich

nicht mehr geltend machte. Es stellte sich weiter heraus, daß die Ausführung der perfekt erlernten Handlung um so ungenügender

Figur 1, Abb. A.



Notwendigkeit eines Antriebes von genügender Intensität für die Ausbildung einer Gewohnheitshandlung.

A. Lernvorgang bei weißen Ratten:

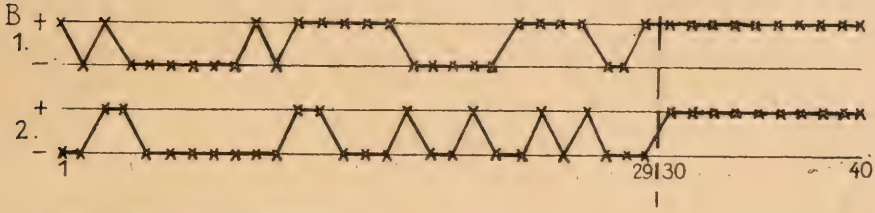
I = Zeitkurve, II = Wegkurve. III = Fehlerkurve. Auf der Ordinate sind eingetragen: In I Sekunden, in II Zentimeter, in III die Anzahl der Fehler; auf der Abszisse sind in sämtlichen Fällen die Versuchstage eingetragen. Die gestrichelte Linie trennt die Versuche, in denen das „Zum-Wohnkäfig-gelangen" als Antrieb diente, von den Versuchen ab, bei denen Hunger als Antrieb diente.

Zur Kurve II: 339 cm betrug der kürzeste Weg, auf dem das Tier den Wohnkäfig, bezw. das Futter (in Versuchen 62 bis 88) erreichen konnte.

war, eine je schwächere Antriebsintensität zur Wirkung gelangte[2]) (Fig. 2, Abb. B).

Als ein anderes Beispiel der Abhängigkeitsbeziehung zwischen der Antriebsintensität und Ausführung einer Gewohnheitshandlung sei noch der Fall angeführt, in dem ein Rattenweibchen, das seine Jungen säugte, erlernen sollte, das Labyrinth unter der Wirkung des spezifischen Erregungszustandes, der die Mutterpflege kennzeichnet und der als Antrieb diente, auf dem kürzesten Wege zu durchlaufen. Diese Handlung konnte sich ausbilden; die fehlerlose Ausführung derselben dauerte jedoch bloß so lange, als das Weibchen die Jungen säugte (Fig. 2, Abb. A).

Figur 1, Abb. B.



B. Lernvorgang bei zwei Katzen:

Auf der Abszisse sind die Versuchstage, auf der + Ordinate die richtige, auf der − Ordinate die falsche Richtung eingetragen. Die gestrichelte Linie trennt die Versuchstage, während welchen die Versuchstiere im Zustande eines ganz geringen Hungers gehalten wurden, von den Versuchstagen ab, während welchen die Tiere stark hungern mußten.

Die Untersuchung der Bedingungen, die für die Entstehung einer Gewohnheitshandlung notwendig vorauszusetzen sind, gewährt schließlich einen Einblick in die Frage über die Valenz verschiedener Antriebsqualitäten.

Es gibt einige Möglichkeiten, dieser Frage näherzukommen. Eine dieser Möglichkeiten besteht darin, daß man eine Anzahl Individuen, die eine gleiche Gewohnheitshandlung jedoch bei der Wirkung von verschiedenen Antriebsqualitäten erlernt bezw. nicht erlernt haben, miteinander vergleicht.

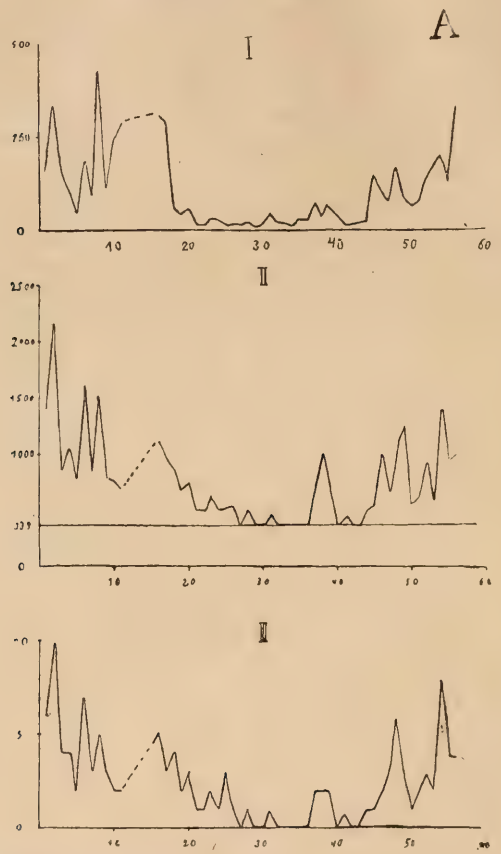
Wenn alle untersuchten Individuen eine gleiche Handlung bei einer Antriebsqualität erlernten, bei einer anderen aber bloß wenige oder keines, so liegt es nahe, daß jene Antriebsqualität sich im allgemeinen von einer bedeutenderen Stärke als diese für die geprüfte Tierart erweist.

---

2) Die gleichen Versuche an Ratten ließen weiter vermuten, daß ausschließlich jene Antriebsart, unter deren Wirkung die Ausbildung der Gewohnheitshandlung zustande gekommen ist, die nachträgliche fehlerlose Ausführung der gleichen Handlung bedingt; andere Antriebsarten scheinen unwirksam zu sein.

So erlernten z. B. alle untersuchten weißen Ratten, das Labyrinth auf dem kürzesten Wege zu durchlaufen, wenn Hunger als Antrieb diente; von drei geprüften Ratten-Weibchen, welche die

Figur 2, Abb. A.



Abhängigkeitsbeziehung zwischen dem Antrieb und Fortbestehen von Gewohnheitshandlungen.

A. Der Lernvorgang eines Ratten-Weibchens:

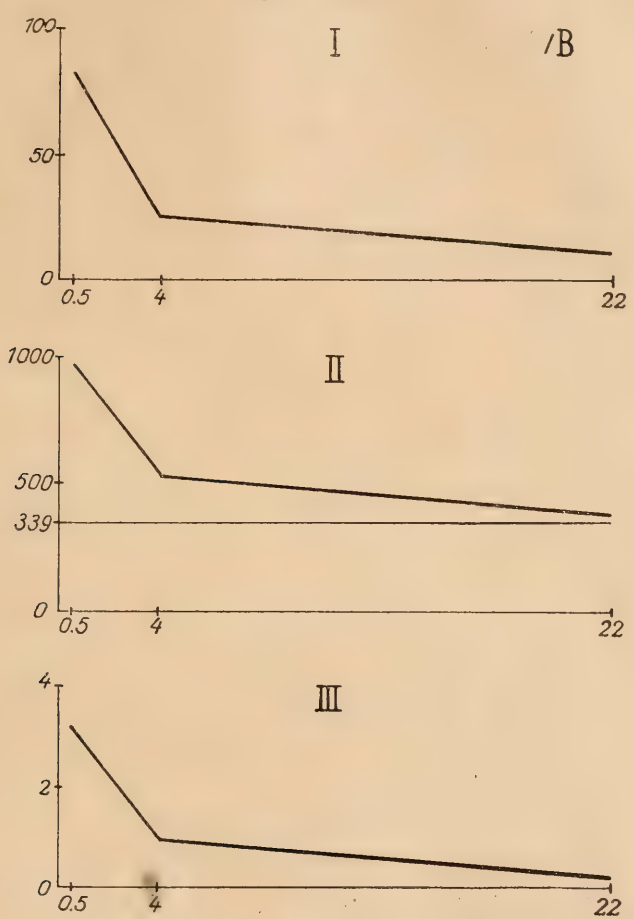
I = Zeitkurve, II = Wegkurve, III = Fehlerkurve. Auf der Ordinate sind eingetragen: In I Sekunden, in II Zentimeter, in III die Anzahl der Fehler; auf der Abszisse sind in sämtlichen Kurven die Versuchsnummern eingetragen. Zur Kurve II: 339 cm betrug der kürzeste Weg, auf dem das Tier den Wohnkäfig mit den Jungen erreichen konnte. Vom 35. Versuche an säugte die Ratte die Jungen entweder gar nicht mehr oder bedeutend seltener.

Jungen säugten, erlernte bloß ein Tier, das gleiche Labyrinth auf dem kürzesten Wege zu durchlaufen, wenn der Erregungszustand, der mit der Mutterpflege einhergeht, als Antrieb diente; schließlich vermochte kein einziges Individuum, die gleiche Gewohnheitshand-

lung auszubilden, wenn der Erregungszustand, der das Entfernen aus dem Nest bewirkt, als Antrieb wirkte.

Diese Ergebnisse lassen annehmen, daß der Hunger bei weißen

Figur 2, Abb. B.



B. Verhalten der weißen Ratten, die bereits früher fest erlernten, das Labyrinth unter dem Einfluß des Hungers auf dem kürzesten Wege zu durchlaufen.

I = Zeitkurve, II = Wegkurve, III = Fehlerkurve. Auf der Abszisse sind in sämtlichen Kurven die Stunden eingetragen, in denen vor den diesbezüglichen Versuchen die letzte Fütterung stattgefunden hatte; auf der Ordinate sind die gleichen Werte wie in der Abbildung A eingetragen.

Ratten im allgemeinen von größerer Wirksamkeit als die Mutterpflege für das Verhalten der Tiere gelten darf; und eine noch gegeringere Wirksamkeit kommt der Nestgewohnheit (wenigstens in der Gefangenschaft) zu.

Vielleicht noch exakter läßt sich die Stärke von verschiedenen Antriebsqualitäten auf Grund der Untersuchung der Lerngeschwindigkeit klassifizieren.

Wenn einige Vertreter einer Tierart bei einem Antrieb schneller als die anderen Individuen der gleichen Art bei einer anderen Antriebsqualität eine gleiche Handlung erlernen, so liegt der Gedanke nahe, daß der erste Antrieb wirksamer als der letztere sein dürfte.

Die Abhängigkeit der Lerngeschwindigkeit von den verschiedenen Antriebsqualitäten wurde an weißen Mäusen untersucht[3]).

Je eine Gruppe von Mäusen mußte erlernen, das gleiche Labyrinth, aber unter der Wirkung von verschiedenen Antriebsqualitäten, auf dem kürzesten Wege zu durchlaufen.

Als Antrieb diente bei einer Gruppe der Erregungszustand, der durch die Einwirkung des erhitzten Bodens, auf dem das Labyrinth aufgestellt war, auf die Hautsinnesorgane der Pfoten herbeigeführt wurde; bei der anderen Gruppe diente als Antrieb der Erregungszustand, der durch die Einwirkung des feuchten Bodens, auf dem das Labyrinth aufgestellt war, auf die Hautsinnesorgane der Pfoten, hervorgerufen wurde.

Diese Versuche führten zum Ergebnis, daß die Lerngeschwindigkeit der Mäuse, die bei der Wirkung des stärkeren Antriebes („der erhitzte Boden") das Labyrinth erlernen mußten, mehr als zweimal größer war als die Lerngeschwindigkeit der Mäuse, deren Untersuchung bei der Wirkung des schwächeren Antriebes („der feuchte Boden") erfolgte.

Schließlich ergibt sich noch eine Möglichkeit, sich über die Stärke von verschiedenen Antriebsqualitäten Rechenschaft zu geben.

Man läßt nämlich auf ein Tier gleichzeitig zweierlei Reizkomplexe einwirken, von denen der eine, eine von Geburt an wirksame, d. h. die Bewegungsrichtung obligatorisch bestimmende Rezeption, der andere eine uneffektive Rezeption erweckt. Die uneffektive Rezeption, falls dieselbe durch die Übung zum Rang einer wirksamen erhoben sein könnte, würde eine Handlung auslösen, die zum Abflauen einer der zu untersuchenden Antriebsqualitäten führen würde; die wirksame hingegen, falls dieselbe für die Bewegungsrichtung auch weiter ausschlaggebend bleiben sollte, würde

3) Hier möchte ich die Frage aufwerfen, ob diese Methode sich nicht als überhaupt tauglich für die Klassifikation der Antriebe nach ihrer motorischen Wirksamkeit erweisen könnte. Daß ein Zusammenhang zwischen der Antriebsstärke und Lernfähigkeit auch bei den Menschen zu bestehen scheint, beweist eine von Katz gefundene Tatsache, daß ein Kind von 2½ Jahren zwar nicht aus einer Reihe gleichfarbiger Spielmarken, wohl aber aus einer Reihe Schokoladestückchen, von denen wie bei den Spielmarken jedes zweite festgeklebt war, jedes zweite Stück nach kurzer Übung richtig fortnahm (zit. nach K. Bühler, Die geistige Entwicklung des Kindes 1918, S. 92).

eine Handlung bewirken, die zwar nicht das Abflauen dieses Antriebes, wohl aber der anderen zu untersuchenden Antriebsqualitäten herbeiführen müßte.

Wenn das Tier allmählich durch wiederholte Übung erlernt hätte, die Bewegungsrichtung nach der zunächst uneffektiven Rezeption zu richten, so müßte man schließen, daß der Antrieb, der durch die von Geburt an wirksame Rezeption bewirkt war, sich als schwächer als der Antrieb, der zum Wirksamwerden der uneffektiven Rezeption führte, erwiesen hat. In der Tat erwies sich z. B. der Hunger bei einer positiv phototaktischen Fischart (Ellritze) stärker als die erregende Wirkung des Lichtes und bei den negativ phototaktischen Schaben zeigte sich der Schmerz (die Wirkung des elektrischen Schlages) wirksamer als ebenfalls die erregende Wirkung des Lichtes.

Nachdem ich auf Grund dieser Tatsachen die prinzipielle Wichtigkeit des Antriebes für die Ausführung einer Handlung zu zeigen versucht hatte, komme ich auf die anfangs erwähnte allgemeine methodische Formel — keine Reaktion ohne auslösenden Reiz — zurück.

Nach allen vorhergegangenen Auseinandersetzungen bedarf diese Formel einer Vervollständigung und Erweiterung.

Es unterliegt keinem Zweifel — wenigstens nach unseren heutigen erkenntnistheoretischen Anschauungen —, daß es keine Reaktion ohne auslösenden Reiz gibt; es ist aber ebenso wahr, daß der Reiz bloß in dem Falle zum Hervorrufen einer wirksamen, d. h. die Bewegungsrichtung bestimmenden Rezeption, die erst den motorischen Mechanismus in Gang setzt, führen kann, wenn dies der im gegebenen Moment im Organismus vorwaltende Antrieb erfordert.

Demnach wäre es angezeigt, die oben erwähnte Formel in dem Sinne zu erweitern, daß auch der Begriff des Antriebes darin berücksichtigt wäre.

Der erweiterte methodische Satz müßte etwa besagen, daß es ohne auslösenden Reiz keine Reaktion, jedoch ohne genügenden Antrieb keine wirksame Rezeption gibt.

Antwort auf die Kritik von v. Buddenbrock.

Von R. Demoll.

In dem 38. Band dieser Zeitschrift hat v. Buddenbrock mein Buch über „Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion“ einer Kritik unterzogen, in der er in der Hauptsache auf einige Punkte hinweist, die in diesem Buch nach seiner Ansicht eine zu geringe Beachtung gefunden haben oder überhaupt einer Besprechung nicht gewürdigt wurden.

Ich nehme an, daß er hierbei alle die Fehler erwähnt hat, die ihm die bedenklichsten zu sein schienen und da all die von ihm gerügten Unterlassungen von mir beabsichtigt und wohl überlegt waren, so ist es um so mehr angebracht, daß ich die Momente hier anführe, die mich in meinem Verhalten bestimmten, als ich aus der Abhandlung v. Buddenbrock's ersehe, daß man auch unter den physiologisch durchgebildeten Zoologen nicht immer annehmen darf, daß sie zur richtigen Einschätzung der hier zur Sprache gebrachten Vorwürfe gelangen können.

Als Erstes wirft er mir vor, daß der Thigmotropismus und weiter dann, daß der Phototropismus keine Erwähnung darin findet. v. Buddenbrock sagt damit, daß die Behandlung der Tropismen von dem Übertitel „Funktion der Sinnesorgane“ notwendig gefordert wird.

Hierzu ist zu bemerken, daß er mit diesem Standpunkt wohl sehr isoliert stehen mag. Ich will gar nicht darauf hinweisen, daß in den Physiologie-Büchern, die nur die Wirbeltiere behandeln, ein Kapitel über die Tropismen häufig ganz fehlt. Ich bitte nur v. Buddenbrock sich darüber zu orientieren, daß in allen Büchern, in denen die Tropismen behandelt sind, diese nicht unter dem Obertitel „Physiologie der Sinnesorgane“ erscheinen, sondern ein völlig hiervon abgetrenntes Gebiet darstellen. So auch in Winterstein's Handbuch, wo die Tropismen und die Physiologie der Sinnesorgane, ferner die Reflexe etc. als einander koordinierte Abhandlungen unter dem Übertitel „Physiologie der Reizaufnahme, Reizleitung und Reizbeantwortung“ zusammengefaßt sind. Und dies mit vollem Recht. Man ist sich heute noch nicht einig, wie die Tropismen aufzufassen sind. Aber ganz gleichgültig, ob man sie durchweg als Reflexe auffaßt, oder ob man in ihnen zum Teil ein dem Protoplasma ureigenes Geschehen sieht, so oder so, in keinem der beiden Fälle kann es motiviert werden, die Tropismen unter den Titel „Die Funktion der Sinnesorgane“ zu stellen.

Würde man also schon in einer Abhandlung, die sich auf die Sinnesorgane sämtlicher Tiere bezieht, eine Mitbetrachtung der

Tropismen im Titel ausführlich zu erwähnen haben, so hat diese in einer abgegrenzten Darstellung der Funktion der Sinnesorgane eines einzigen Tierkreises erst recht nichts zu suchen, falls man nicht willkürlich dem Buch einen aus zwei Teilen zusammengesetzten Inhalt geben will.

Welche Beziehungen bestehen denn zwischen der Spezifität der Sinnesorgane und den Tropismen? Haben die Arthropoden irgendwelche durch den Charakter ihrer Sinnesorgane besonders gekennzeichnete Tropismen? Ist der Heliotropismus ein anderer, wenn er vom Fazettenauge, und ein anderer, wenn er vom Linsenauge ausgelöst wird? Ist derjenige der Mollusken und der Krebse, da wo er verschieden ist, deshalb verschieden, weil die Augen verschieden gebaut sind? und da, wo er gleich ist, deshalb gleich, weil die Augen gleich sind? Was hat es mit den Sinnesorganen zu tun, daß, um ein Beispiel aufzustellen, bei gewissen Copepoden nur die Weibchen einen deutlichen Phototropismus zeigen, daß ferner bei den Larven der Stomatopoden und mancher Macruren die Lichtstimmung mit dem Lebensalter mehrmals wechselt?

Die Tropismen haben mit der Eigenart der Sinnesorgane nur einen lockeren Zusammenhang. Dagegen sind sie etwas so allgemein dem Leben zukommendes, daß es wohl nie jemand einfallen würde, eine selbständige zusammenfassende Abhandlung über die Tropismen eines einzigen Tierkreises zu schreiben. Man überlege sich doch nur, daß die Tropismen mit den Sinnesorganen nicht enger verknüpft sind und von ihrer Spezifität nicht mehr beeinflußt werden, als jeder beliebige Reflex. Warum also nicht auch fordern, daß ich ebenso z. B. alle dem Beuteerwerb dienenden Reflexe zu beschreiben habe. Derartige Reflexe sind in dem Buch genau so wie die Tropismen eben nur da beigezogen, wo sie über die Physiologie der betreffenden Sinnesorgane etwas auszusagen vermögen. Ein „Mehr" schien mir nicht angebracht, und die Ausführung von v. Buddenbrock vermochte nichts wesentliches zu bringen, was mich von diesem Standpunkt hätte abwenden können. Auch seine Originalarbeiten über den Phototropismus der Arthropoden, deren Erwähnung er ja wohl in meinem Buch vermißt, vermochten mir nicht das Wesen des Photoprotismus in ein anderes Licht zu setzen.

Wohl sehe ich ein, es wäre besser gewesen, wenn ich alles dies schon im Vorwort des Buches gesagt hätte; ich glaubte aber annehmen zu dürfen, es sei dies zu geläufig, um erwähnenswert zu sein. Dies war ein Irrtum, denn v. Buddenbrock schreibt: „Es ist schwer zu begreifen, was Demoll unter „Funktion der Sinnesorgane" versteht, wenn er dies alles zu bringen für überflüssig erachtet." Damit meint v. Buddenbrock weiter, die Betrachtung der tonuserregenden Wirkungen mancher Tastsinnes-

organe; ja er geht noch viel weiter und verlangt, daß die Reflexwirkungen auf die Chromotaphoren ebenfalls hier zu besprechen wären. Vielleicht nimmt er das Handbuch von Winterstein zur Hand, um dort zu finden, daß dieser Gegenstand in den Bänden über Energie und Formenwechsel zur Sprache gebracht wird, während die Sinnesorgane natürlich nur unter dem oben erwähnten Übertitel gefunden werden.

Gewiß, es dürfte mir wohl kaum ein Vorwurf daraus gemacht worden sein, wenn ich unter dem Obertitel, wie ihn das Buch führt, auch die Tropismen gestreift hätte. Der Umfang des Buches war jedoch in enger Grenze festgelegt. Ich erhielt zunächst die Aufforderung für den Verlag ein Buch über die Sinnesorgane der Arthropoden im Umfang von 10 Bogen zu schreiben. Ich antwortete, daß ich gerne diese Anregung aufnehmen würde, daß ich aber darauf bestehen müsse, daß mir 15 Bogen zugebilligt werden. In diesem Sinne wurde dann der Vertrag abgeschlossen. Wollte ich das was der Titel des Buches zu behandeln verlangt, einigermaßen eingehend darstellen, so durfte ich nicht auf dessen Kosten vom Wege abliegende Gebiete betreten. Wurde es mir doch schon schwer genug, die große Zahl der Sinnesorgane mit bisher unbekannter Funktion, wie sie einzelnen Gruppen der Arthropoden vielfach zukommen, gänzlich unbesprochen lassen zu müssen. So mußte denn zunächst alles ausscheiden, was nicht direkt zu „Bau und Funktion" der Sinnesorgane gehört. Und dazu zählen die Tropismen und natürlich auch die Abhängigkeit der Hauptpigmentstellen von Sinnesorganen.

Der nächste Vorwurf, den mir v. Buddenbrock macht und der darin besteht, daß ich die Funktion der Halteren, über die er selbst gearbeitet hat, nicht erwähnt habe, kann ihm so sehr nicht verübelt werden. Ich gestehe, daß mir selbst zunächst vorschwebte, daß auch dieser Gegenstand zu berücksichtigen wäre und daß ich erst davon absah, als ich in die Betrachtung näher eintrat und als mir klar wurde, daß der Stabilisierungs- und Bewegungsmechanismus, der in den Halteren voraussichtlich gegeben ist, mit einer Sinnesfunktion nicht mehr zu tun hat, als der Steuerungs- und Stabilisierungsmechanismus, der für den Vogelflug in den Schwanzfedern gegeben ist. Zu beschreiben waren also nur die Sinnesorgane auf den Halteren, und hierbei wurde ich durch die Funktion der Sinnesorgane, die sich auf der schnellen Schwingung der Halteren aufzubauen scheint, auch zu der Frage nach der Beziehung dieser Sinnesorgane zu den Halterenschwingungen gebracht. Eine Verkennung der Sachlage ist hier allerdings um so leichter möglich, als die Halteren dadurch, daß sie mit Sinnesorganen an der Basis übersät sind, leicht selbst in ihrer Gesamtheit als Sinnesorgane aufgefaßt werden. Mit wohlüberlegter Absicht habe ich

diese Funktion der Halteren nicht erwähnt, weil durchaus nicht in den Rahmen gehörig. Dagegen wird v. Buddenbrock in meiner Arbeit „Über den Flug der Insekten und der Vögel", die ich gleichzeitig mit der Herstellung des Buches in Gang hatte, die von ihm aufgestellte Hypothese hinsichtlich der Funktion der Halteren gewürdigt finden. Dort war eine Heranziehung dieser Arbeit am Platze, hier aber nicht und daher unterblieb sie auch. Erstaunlich ist mir allerdings doch, daß v. Buddenbrock nie selbst auf diesen Gedanken kam, nachdem er folgende zwei Fragen als besonders schwerwiegend und als mit „keinem Wort" erwähnt aufstellt, die ihm deutlich genug das Gesagte hätten klar werden lassen können.

Er schreibt: „Ich schicke voraus, daß sich z. Z. unsere ganze Kenntnis von der Funktion der Halteren auf zwei schon sehr lange bekanten Versuchen aufbaut. 1. Können die Dipteren nach Herausreißen der Halteren nicht mehr oder nur sehr schlecht fliegen und 2. tritt der gleiche Effekt ein, wenn man die Halteren festklebt. Jede zukünftige Behandlung dieses Problems muß notwendigerweise von diesen zwei Grundversuchen ausgehen. Trotzdem steht in Demoll's Buch kein Wort von ihnen, sei es, daß er sie für bekannt voraussetzt oder aus sonst einem mir unerfindlichen Grunde."

Hierzu zwei weitere Fragen, die ich v. Buddenbrock vorlegen möchte. 1. Können die Vögel nach Herausreißen der Schwanzfedern nicht mehr oder nur sehr schlecht fliegen? und 2. hat diese Frage etwas mit Sinnesorganen zu tun? es sei denn mit dem Schmerzsinn. v. Buddenbrock wird mir vielleicht antworten, daß ein Vergleich hier insofern nicht möglich ist, als die Halteren mit Sinnesorganen dicht besetzt sind, daß also mit dem Ausreißen der Halteren auch die Sinnesorgane entfernt werden. Nun wird man aber doch kaum fehl gehen, wenn man von den Sinnesorganen, die die Basis der Halteren umgeben, annimmt, daß ihre Funktion mit der Bewegung der Schwinger selbst in Zusammenhang steht, daß sie sozusagen für die Schwinger da sind. Ist dies aber der Fall, so kann ein Ausreißen der Halteren oder ein Festlegen derselben nur etwas aussagen über die Bedeutung der Bewegungen der Halteren, aber nichts über die Bedeutung der Sinnesorgane für die Halteren. Dies wäre nur möglich, wollte man ihnen eine Funktion zuschreiben, die nicht die Halteren, sondern sonst einen Teil des Körpers trifft. v. Buddenbrock wird also kaum bei dieser Behauptung stehen bleiben können, wenn er nicht in diesen Sinnesorganen selbst statische Organe oder etwas Derartiges sieht.

Den Vorwurf von v. Buddenbrock muß ich also entschieden zurückweisen.

Ich nehme hier gern die Gelegenheit wahr, auf die Kritik von Weinland zurückzukommen, die ich als zu Recht bestehend anerkennen muß. Weinland war der Erste, der mit der Ansicht aufräumte, daß die Sinnesorgane an der Basis der Halteren Geruchs- oder Gehörsorgane sind. Ich bedauere, dies nicht hervorgehoben und einen Passus folgender Art eingefügt zu haben: Weinland, der zum erstenmal darauf hinwies, daß die Sinnesorgane auf den Halteren auch für die Halteren sind, nimmt an, daß die federnden Kuppeln durch die Zentrifugalkraft nach Maßgabe der Geschwindigkeit der Halteren eine verschieden starke Schleuderbewegung ausführen und auf diese Weise die Bewegung der Halteren zu registrieren imstande sind.

Meine eigene Auffassung lehnt sich an diese Weinland's an; doch vermute ich, daß es nicht Scheuderbewegungen der Kuppeln sind, die den Funktionsreiz liefern, sondern Dehnungen und Zusammenpressungen der Kuppeln an ihrer Basis. Diese Auffassung scheint mir insofern den Vorzug zu verdienen, als einmal die Masse dieser Kuppeln so minimal ist, daß an der postulierten Zentrifugalwirkung gezweifelt werden kann; wichtiger aber als dies scheint mir, daß die Drucksinneskuppeln auf dem Schmetterlingsflügel ihrem Bau nach eine Schleuderbewegung der Kuppeln nicht zulassen. Und doch scheint für beide Gruppen dieselbe Funktion vorzuliegen. Auch wäre zu erwarten, daß eine Häufung dieser Sinnesorgane nicht an der Basis stattfindet, sondern da, wo die Zentrifugalkraft am stärksten wirkt, an den distalen Enden. (Die Erklärung, die Weinland für diese Lage gibt, kann jedenfalls nicht auch für die Schmetterlinge gelten, scheint mir aber auch für die Halteren keineswegs zwingend.)

Weiter kritisiert v. Buddenbrock, daß ich wohl ausführlich die Funktion der statischen Organe derjenigen Krebse besprochen habe, deren Statocysten einander entgegenarbeiten hinsichtlich der Reflexe, die von ihnen ausgelöst werden, daß ich aber nur mit einem Satz auf diejenigen eingegangen bin, bei denen die gleichen Reflexe von der rechten und linken Statocyste ausgehen, und daß ich hier das Wort „sollen" als Fragezeichen eingefügt habe. Wenn ich diesen Vorwurf auch insofern anerkenne, als ich gut getan hätte, mich über das „sollen" näher auszusprechen so muß ich doch hinzufügen, daß wir eben dank der schönen Arbeit von Kühn über die Reflexe der 1. Gruppe sehr genau orientiert sind. Dagegen scheinen mir bei der 2. Gruppe immer noch Momente vorhanden zu sein, die es mir fraglich werden lassen, ob erneute eindringliche Untersuchungen hier nicht doch zu etwas anderen Resultaten führen würden.

Ich schrieb: „Bei den schwimmenden Dekapoden sollen nach Beobachtungen, die schon von Delage gemacht wurden und nach solchen neueren Datums beide Statocysten in jeder Körperlage genau gleiche Reflexe auslösen. Die Schrägstellung der Sinnesfläche läßt das Verhalten schwer verständlich erscheinen.“ Die Schrägstellung bewirkt, daß bei einer Neigung des Tieres nach der Seite, die eine Fläche in Horizontallage kommt, während die andere in diesem Moment (z. B. bei Mysideen nach Bethe's Abbildung) nicht nur schon senkrecht steht, sondern bereits überhängt. Dort ruht also der Stein auf der horizontalen Unterlage, hier hängt er frei an der Wand. Trotzdem können zweifellos Reflexe gleicher Qualität von den beiden verschieden gereizten Statocysten ausgehen. Wird doch die Erregung in ihrer Qualität nicht von dem Reiz bestimmt, und es kann dies auch weiter für alle Lagen derart durchgeführt sein, daß die gleichen Reflexe von den stets verschiedenartigen (mit Ausnahme der zwei Normallagen), aber zusammengehörigen Reizen ausgelöst werden. Das aber, woran ich zweifle, ist, daß „genau gleiche Reflexe“, d. h. auch hinsichtlich der Intensität gleiche Reflexe, ausgelöst werden können; gilt doch die Regel, daß ein intensiverer Reiz auch die stärkere Erregung auslöst und die Reize muß man doch wohl als verschieden stark annehmen bei einem auf der Unterlage ruhenden und bei einem mit seinem ganzen Gewicht an den Haaren hängenden Stein. Weil ich hier erwarten muß, daß erneute eingehende Untersuchungen doch noch Differenzen, wenigstens hinsichtlich der Intensität aufdecken werden, deshalb habe ich das Wort „sollen“ eingefügt. Dies sollte zu neuen Erwägungen und Untersuchungen des vorliegenden Problems anregen.

Wie auch das Resultat solcher neuen Untersuchungen sein mag, sei es, daß meine Vermutung bestätigt wird, sei es, daß in der Tat genau gleiche Reflexe ausgelöst werden, immer liegt eine Bereicherung unserer Erkenntnis vor. Auch im letzten Fall. Denn vorderhand kann man es noch nicht wagen, aus den Beobachtungen von Delage u. a. den weittragenden Schluß zu ziehen, daß hier ein Organ vorliegt, dessen Erregungen hinsichtlich ihrer Intensität gänzlich unabhängig sind von der Intensität des Reizes[1]). Das „Sollen“ ist also nach meiner Ansicht ganz und gar berechtigt.

1) Nur beim Sehen und zwar bei dem des Menschen und auch bei dem des Schimpansen und Haushuhns (Köhler) konnte bisher für bestimmte Fälle der Mangel einer Beziehung zwischen Reizintensität und Wirkung festgestellt werden. Es gilt dies für das vergleichende Sehen von Oberflächenfarben, das in weitgehendem (sehr stark bei schwarz-weiß) Maße von der Beleuchtungsintensität unabhängig bleibt. Hier liegen psychologische Faktoren zu Grunde.

Ob sonst noch Ähnliches beobachtet wurde, ist mir nicht bekannt.

Und wenn v. Buddenbrock die Anregung zum erneuten Überdenken dieser hier auftauchenden Fragen nicht aufgenommen hat, sie sogar energisch zurückweist, so kann ich nur hoffen, daß ich nicht bei allen Lesern dieses Buches hier den Zweck so verfehlt haben möge.

Der nächste Vorwurf lautet: „Die fundamentale Tatsache, daß die Statocysten zum Balancieren nicht nur um die Längsachse, sondern auch um die horizontale Querache dienen, wird dem Leser ebensowenig mitgeteilt, wie die gleichfalls nicht unwichtige, daß bei den schwimmenden Dekapoden die Abdominalfüße die wichtigsten Erfolgsorgane der Statocysten darstellen."

Der zweite Teil dieses Satzes ist ja bereits bei Behandlung der Tropismen, Reflexe etc. besprochen.

Was die erste Hälfte anlangt, so hatte ich hier allerdings den Fehler begangen, etwas für zu selbstverständlich zu halten, nämlich, daß der Statolith durch Verschiebung auf der plattenartigen Unterlage nach jeder Richtung hin entsprechende Sensationen der Sinneshaare ergibt. Doch habe ich ausgeführt, wie die Tiere mit Hilfe der Statocysten ganz allgemein und in jeder Lage oben und unten zu unterscheiden vermögen. Von Drehungen nur um die Längsachse ist nichts gesagt. Die Regulationsfähigkeit bei Drehungen um die horizontale Querachse ist somit eingeschlossen. Daß ich hier mit einer Selbstverständlichkeit rechnete, ist auch aus der Fußnote zu ersehen. Doch will ich damit nicht abstreiten, daß eine Ausführung am Platze gewesen wäre. Übertrieben ist es aber, hier von fundamentalen Tatsachen zu reden.

Weiter schreibt v. Buddenbrock, „daß es bei den Krebsen statische Reflexe gibt, die nicht an Statocysten gebunden sind, wird in ganz willkürlicher Weise nur für die Stomatopoden angegeben, obgleich diese Reflexe auch bei den Krebsen mit Statocysten (*Palaemon*, *Mysis*) neben diesen Organen in einwandfreier Weise nachgewiesen sind."

Die Arbeiten, die v. Buddenbrock wohl hier im Auge hat, nämlich von Rádl, Ewald, Mc. Ginnis, v. Buddenbrock handeln alle von Tropismen, d. h. von der Orientierung statocystenloser und statocystenbesitzender Krebse nach dem Licht. Hier liegt vermutlich bei den statocystenlosen Tieren überhaupt kein statischer Sinn vor; jedenfalls läßt sich darüber nichts ermitteln. Die rein phototropischen Bewegungen aber gehören nicht hierher. Bei den Stomatopoden dagegen handelt es sich um ein Reagieren lediglich nach Maßgabe der Schwerkraftrichtung. Daher ist bei diesen ein statischer Sinn anzunehmen, wenn er auch bisher nicht lokalisiert zu werden vermochte. Dies hat auch v. Buddenbrock 1914 anerkannt. v. Buddenbrock verweist aber besonders auf

Palaemon und Mysideen. Die Arbeiten, die hier vorliegen, sind die von Steiner (1887) über *Palaemon* u. a. und die von v. Buddenbrock selbst über *Leptomysis* (1914). Die erstgenannte Arbeit wurde nicht berücksichtigt, da sie kein klares Resultat lieferte und weil sie nicht sehr zuverlässigen Eindruck macht. Steiner schreibt: nach Entfernung der Augen und der Statocysten bei *Palaemon* „L'animale roule encore souvent autoure de son axe lorsqu'il commence à nager à l'aide de ses pattes abdominales; mais on constate que, même dans ce cas, l'animal conserve quelquefois son équilibre". Ich habe es nicht gewagt, daraufhin außerhalb der Statocysten des *Palaemon* noch einen anderen statischen Sinn anzunehmen, nur weil die Tiere „quelquefois" das Gleichgewicht behalten. Außerdem erwähnt Steiner, daß er allen Krebsen, mit denen er operierte, auch *Squilla!*, die Statocysten entfernte. Dies klingt nicht sehr zuverlässig. v. Buddenbrock selbst hat an *Leptomysis mediterraneo* gearbeitet: Eine Anzahl ihrer Statocysten beraubter Tiere wurden horizontal beleuchtet. Es zeigte sich nun, daß sie nicht, wie es dem Lichtrückenreflex entsprochen hätte, in einer Ebene umherschwammen, die senkrecht stand, sondern in dieser vertikalen Ebene führten sie nur Bewegungen aus in senkrechter Linie. v. Buddenbrock schließt hieraus: „Es kann dies nur erklärt werden durch die Annahme eines weiteren, an der Erhaltung des Gleichgewichts beteiligten Faktors, den ich, wie gesagt, als den allgemeinen Lagereflex bezeichnen will." 1914, S. 507.

Diese Ergebnisse über einen außerhalb der Statocysten vorhandenen statischen Sinn habe ich deshalb nicht angeführt, weil ich den Beweis durchaus nicht für geglückt halte. Ich vermute, daß die Mysideen in diesem Falle lediglich deshalb nur in der Vertikalen, nach oben und nach unten schwimmen, weil ihnen jedes andere Schwimmen unmöglich oder mindestens außerordentlich beschwerlich sein würde, wenn sie dabei in Orientierung nach horizontal einfallendem Licht ihren Rücken diesen zukehren wollten. So lange das Gegenteil nicht peinlichst genau bewiesen ist, darf man vermuten, daß der Schwerpunkt des schwimmenden, entstateten Tieres nicht zusammenfällt mit dem Auftriebsmittelpunkt. In diesem Falle aber wird es den Tieren unmöglich sein in Seitenlage zu schwimmen, da so das Drehmoment, das aus der gegenseitigen Lage von Schwerpunkt und Auftriebspunkt resultiert, seinen größten Wert, und andererseits die Drehung selbst (um die Längsachse) den geringsten Widerstand bietet. Es würde ein solches Schwimmen in Seitenlage ständige, stets gleich gerichtete, energische Belancebewegungen der Beine fordern. Bei einem Schwimmen in der Vertikalen dagegen werden nur unbedeutende regulatorische Bewegungen dann und wann nötig sein, und diese werden mit dem Schwanzsteuer ausgeführt werden können. Hierin sehe ich, solange andere Tatsachen

nicht vorliegen, die Erklärung, weshalb die Tiere nur in der Vertikalen schwimmen. Für die Annahme eines zweiten statischen Sinnes liegt vorderhand jedenfalls keine Ursache vor. Den „einwandfreien" Beweiß vermisse ich durchaus.

v. Buddenbrock fährt in seiner Kritik dann weiter fort: „Wenn der Verfasser aber von den ‚sicher vorhandenen dynamischen Funktionen' der Statocysten der Mysideen spricht, so hätte er immerhin dazusetzen müssen, daß sich diese ‚Sicherheit' bisher nur auf theoretische Erwägungen und nicht auf irgendeinen Versuch stützt." Über diese Auslegung von v. Buddenbrock bin ich um so erstaunter, als er doch selbst über den von mir in dem Buch ausführlich besprochenen von Bauer entdeckten Springreflex der Mysideen gearbeitet hat. Er schrieb damals: „Die Statocysten der Mysideen dienen bekanntlich auch zur Perzeption von Erschütterungen, auf welche diese Krebse mit dem sogen. Springreflex antworten — ein einzig dastehender Fall —." Weiterhin vermag er diese Beobachtung von Bauer voll und ganz zu bestätigen. Und nun frage ich ihn, was für eine Funktion er in diesem Falle den statischen Organen zuspricht? Es würde mich interessieren zu erfahren, was anders als eine dynamische Funktion hierin gesehen werden kann, es sei denn, daß er auf die längst überwundene Hörfunktion zurückgreift. Ich fühle mich daher trotz der Kritik von v. Buddenbrock im Recht, wenn ich von sicher vorhandenen dynamischen Funktionen spreche.

Der nächste Vorwurf v. Buddenbrock's lautet: „Hätte sich Demoll ein wenig näher mit Rádl's gehaltvollem Werk beschäftigt, so wäre ihm auch vermutlich das Versehen nicht unterlaufen, daß er einen Versuch als neu beschreibt, den Rádl bereits vor 15 Jahren gebracht hat." Die Sachlage ist folgende: In einer Anmerkung habe ich darauf hingewiesen, daß Käfer auf der Drehscheibe kein verändertes Verhalten zeigen, wenn man ihnen die Fühler und — worauf es mir ankam — damit die Johnston'schen Organe entfernt. Rádl andererseits machte folgenden Versuch: Er ließ Käfer auf der Drehscheibe laufen und versuchte nun festzustellen, ob die eigene Richtung, die sie hier immer verfolgen, durch eine optische Orientierung gewährleistet wird. Er stülpte daher über die schwarz bezogene Drehscheibe eine $^1/_2$ m hohe und 40 cm breite mit schwarzmattem Tuch ausgekleidete Röhre, um jede Orientierung nach dem Fenster auszuschließen. Der Effekt ist (Rádl 1903, p. 31): „Nach sehr oft wiederholten Versuchen habe ich höchstens undeutliche Spuren einer Kompensation gefunden. . . . je besser das seitlich einfallende Licht abgeblendet war, desto undeutlicher waren die Kompensationen des Käfers."

Zunächst liegen hier zwei ganz verschiedene Versuche vor. Man könnte aber wohl sagen, wenn Rádl nachweist, daß die kom-

pensatorischen Bewegungen nur durch die optischen Eindrücke hervorgerufen werden, so sind meine Versuche von vornherein schon negativ beantwortet. Ich habe aber gerade deshalb Rádl hier zitiert, weil, wie man sieht, eine eindeutige Antwort hier keineswegs vorliegt. Wenn nur noch feinste Spuren der Kompensation nach Ausschluß optischer Orientierung übrig bleiben, so ist es gerechtfertigt genug, noch nach anderen Sinnesorganen zu suchen, die hier verantwortlich zu machen sind. Ja, ich gehe noch weiter, selbst wenn Rádl's Versuche eindeutig ausgefallen wären, würde immer noch die Möglichkeit bestehen, daß auch andere Sinnesorgane Kompensationen hervorrufen, die aber normalerweise an die Führung durch die Augen so gewohnt sind, daß sie auch bei Ausschalten der Augen zunächst mit diesen versagen. Der Fall liegt aber hier so, daß man nach Rádl's Angabe doch wohl annehmen darf, daß die Kompensation in erster Linie zwar von den Augen, zum Teil aber noch von einem anderen Sinnesorgan bedingt wird.

Ich stelle daher fest: Mein Versuch war insofern neu, als Rádl sich nicht um die Frage bemühte, ob speziell den Johnston'schen Organen irgendwelcher Einfluß zuzuschreiben ist. Zweitens stelle ich fest, daß durch die ganzen derartigen Versuche von Rádl mein Versuch keineswegs überflüssig wurde. Schließlich aber möchte ich noch betonen, daß, selbst wenn dies alles nicht so zuträfe, ich es selbst dann mir nicht zum großen Vorwurf machen würde, wenn ich mal in einem ganz unbedeutenden, sozusagen nebenher angestellten Versuch, der auch nebenher — in der Anmerkung — erwähnt wurde, einen Autor zu zitieren vergesse, der dasselbe schon früher ausgeführt hat. Auch einem anderen gegenüber habe ich es nie als großes Verbrechen anrechnen können, wenn er irgendeine Angabe brachte, die in einer meiner früheren Arbeiten bereits enthalten war. Denn schließlich ist der Zweck die Wissenschaft zu fördern und nicht, sich gegenseitig zu zitieren; doch sehe ich darin nicht etwa für mich ein Leitmotiv, das mich zu Bequemlichkeit und Lässigkeit in Autorenangaben verleiden könnte.

Hier möchte ich gerne noch eine Kritik des wichtigsten Befundes einfügen, den wir bisher v. Buddenbrock verdanken. Er hat in den verschiedensten Tiergruppen den von ihm sogen. „Lichtrückenreflex“ nachgewiesen. Ich habe ihn auch in meinem Buch an mehreren Stellen erwähnt, ohne ihn einer näheren Kritik zu unterziehen. Ich würde es heute nicht mehr tun. Denn die Bedenken gegen diesen Begriff, die mir früher bei der Lektüre zunächst in schwächerer Form entgegentraten, haben sich immer mehr zu einer kompakteren Form kristallisiert, so daß ich heute auf dem Standpunkt stehe, daß dieser Begriff zu verwerfen ist, da er nicht das Wesen der Sache trifft. Wenn ich nun dies nachzuweisen ver-

suche, so möchte ich vorweg betonen, daß ich damit durchaus nicht die Experimente von v. Buddenbrock und deren Durchführung angreifen oder gar herabsetzen möchte und ferner, daß ich voll anerkenne, daß die Erscheinungen, die seinem „Lichtrückenreflex" zugrunde liegen, uns wesentliche Hilfe in der Analyse der Funktion mancher Sinnesorgane leisten können.

Man stelle sich vor, daß ein höheres Wesen mit dem Menschen experimentiert und daß es es in der Hand hätte, einem guten Schwimmer, der etwa unter Wasser getaucht ist und der gewohnt ist, sich unter Wasser mit den Augen zu orientieren, plötzlich alles Licht nicht von oben, sondern von unten zuzuschicken; oder man denke sich einen Flieger, der über den Wolken fliegt, dem dieses experimentierende Wesen plötzlich dieselben Wolken, die er eben unter sich sah, nach oben versetzt und ebenso die Sonne, die er über sich sah, von unten her scheinen läßt. Es ist hier schon recht wahrscheinlich, daß die optische Orientierung so stark wirken würde, daß sie die statische vollständig übertäubt, daß also der Flieger glaubt, auf dem Rücken zu fliegen und dementsprechend Vorkehrungen trifft; noch mehr würde dies der Fall sein bei einem Menschen, der sein ganzes Leben, so lange die Sonne scheint, im Flugapparat zwischen Sonne und Wolken zubringt. Wenn dieses experimentierende Wesen im Anschluß daran einen Lichtrückenreflex oder Lichtkopfreflex bei den Menschen beschreiben würde, so würde man vom menschlichen Standpunkt diese Beschreibung für schematisiert und unangebracht halten. Hierin liegt aber lediglich eine Warnung vor Übertreibung, dagegen noch nichts von einer Irreführung durch diesen Begriff. Dies wird uns erst durch folgendes klar.

Es gibt auf Jahrmärkten bewegliche Zimmer, die so eingerichtet sind, daß das ganze Zimmer um eine quer durchlaufende horizontale Achse vollständig drehbar ist. An dieser Achse wird ferner eine große Schaukel aufgehängt. Das Publikum nimmt in dieser Schaukel Platz, dann wird sie leicht angestoßen und der Diener verläßt den Raum. Was nun wirklich passiert, ist folgendes: Die Schaukel schwingt sich allmählich aus und kommt zur Ruhe. Im selben Maße wie dies stattfindet, beginnt aber das Zimmer in Schwingungen zu geraten um die erwähnte Achse, so daß das Publikum den Eindruck hat, daß die Schaukel immer stärker schwingt, auch dann noch, nachdem sie in die Ruhelage zurückgekehrt ist. Der Ausschlag des Zimmers wird nun immer weiter vergrößert, bis schließlich der Boden nach oben, die Decke nach unten sieht. Der Witz bei der Sache ist der, daß jetzt das Publikum den Eindruck hat auf dem Kopf zu stehen und ängstlich den Moment erwartet, wo es von oben herabfällt. Hier sehen wir zweierlei. Einmal, daß auch beim Menschen die optische Orien-

tierung die statische in den Hintergrund drängt unter diesen abnormen Umständen, die denen entsprechen, wie sie im Experiment v. Buddenbrock's gesetzt wurden. Obwohl hierdurch unser Beispiel vom Flieger noch mehr den Charakter des Hypothetischen verliert, hat dennoch noch niemand von einem Lichtkopfreflex der Menschen gesprochen. Das Beispiel von der Schaukel zeigt aber zweitens, daß es bei dieser Orientierung überhaupt nicht auf den Einfall des Lichts ankommt, sondern lediglich auf das optische Bild. Hier liegt nicht die Wirkung von einer vertauschten Einfallsrichtung des Lichts vor, sondern lediglich von einer Vertauschung des dargebotenen Bildes von oben und unten. Stellt man das Bild auf den Kopf, so fühlt sich auch der Mensch auf den Kopf gestellt.

Und nun kehren wir nochmals zu dem Flieger zurück. Wenn der Flieger bei dem erwähnten Experiment sofort Rückenlage einzunehmen bestrebt sein würde, so müßte nach Analogie der v. Buddenbrock'schen Experimente, der Experimentator auch dort schließen, daß die Strahlenwirkung der Lichtquelle das Maßgebende ist. Er würde einen Lichtrückenreflex beschreiben. Bringt er dann den Flieger auf die Schaukel in dem drehbaren Zimmer, so würde ihn dieser Versuch über seinen Irrtum aufklären.

Entscheidende Experimente liegen bei Krebsen schon seit 1908 vor. Hadley beschreibt die Wirkung des einfallenden Lichts auf Krebslarven auf Grund ausgedehntester Untersuchungen. p. 300 kommt er zu der „Summary": „The larvae orient to screens and backgrounds of black and of white by reflex movements identical with those by which they react to direkt illumination and shading."

Also die gleiche Wirkung, wie einfallendes Licht haben auch helle und dunkle Schirme seitlich oder unten angebracht. Nicht die direkte Bestrahlung ist demnach das Maßgebende, sondern die Konstanz des Reizes verbunden mit der Möglichkeit durch genügende Markierung (Kontrast, Größe, Intensität) Orientierungsobjekt = Kompaß für das Tier zu werden.

Die im Lichtrückenreflex zutage tretende Orientierung der Krebse ist also weiter nichts, als ein spezieller Fall der Orientierung nach einem gewohnten Bild. Befindet man sich in einer so gleichmäßigen Umgebung wie die Krebse, so wird man selbstverständlich auf die markantesten Richtlinien, nämlich die Sonne besonders achten. Damit ist aber gar nicht gesagt, daß auch die ganze Umgebung das übrige Unten und Oben, Rechts und Links dieselbe Wirkung hervorzurufen vermag, wenn den Tieren eine Gewöhnung an diesen markanten Wegweiser, die Sonne genommen wird.

Hier liegt ein ähnlicher Irrtum vor, wie ich ihn vor kurzem (in dieser Zeitschrift) hinsichtlich des Heliotropismus der nach dem

Licht fliegenden Insekten aufgedeckt habe. Auch in diesem Falle sind es nicht die Lichtquellen oder die Lichtstrahlen, die das Tier anziehen; diese allein vermögen es gar nicht zu beeinflussen; nötig ist, daß außerdem die Umgebung dunkel erscheint, der sie dann zu entgehen trachten. Bietet man dem Tier bei gleicher Lichtstärke durch helle Zimmerwände eine erkennbare Umgebung dar, so „interessiert" es sich nicht mehr für das Licht, von dem es in der Dunkelkammer so sehr beeinflußt wurde. Hier wie dort liegt nicht das Wesen in einer Anziehung des Lichtes, sondern es wirkt auf das Tier wie übrigens auch auf den Menschen, die Gesamtheit des optischen Komplexes. Dieser erst bestimmt, ob der eine Wegweiser Bedeutung gewinnen kann oder nicht.

Die ganze Auffassung der Tropismen der mit Gehirnzentren begabten Tiere scheint mir daran zu kranken, daß man in ihnen ein Unveränderliches, ein Vererbtes, eine einfachste Verkettung zwischen Reiz und Reaktion sieht. Man sagt: Der Krebs wirft sich bei plötzlicher Beleuchtung von unten auf den Rücken, weil ihm der Lichtrückenreflex dazu zwingt. Man sagt weiter: Der Schmetterling fliegt in das Licht, weil ihn der Lichtstrahl dazu zwingt, der Krebs drückt sich in die Ecke, weil ihn seine Tastsensationen infolge eines festgelegten Reflexbogens dazu zwingen. Könnte man die Tiere fragen, so würden sie vielleicht antworten, daß sie sich auf den Rücken werfen, weil sie von unserem Planeten gewöhnt sind, daß die Sonne zuverlässig niemals da steht, wo unten ist; daß sie eben gewöhnt sind, das Licht von oben zu bekommen. Und der Schmetterling würde dasselbe antworten wie ein Kind, das im dunklen Wald ein Licht sieht; nämlich daß es auf das Licht zugelaufen ist, „weil es hell macht" und „weil es im Wald so dunkel war"; nicht weil es — wie manche gar meinen — von den Lichtstrahlen wie aufgespießt, diesen zustreben mußte. Auch bei dem Menschen muß erst die Umgebung verschwinden, soll er Interesse für eine Laterne gewinnen. Der Krebs aber, der sich in die Ecke drückt, würde wohl antworten: nicht weil mich ein Reflex willenlos in die Ecke treibt, sondern weil ich gern alles sehe, was vor sich geht und weil ich mich nicht gern immer umdrehe, um zu kontrollieren, was hinter mir passiert; darum setze ich mich, sowie die Menschen im Café zu tun pflegen, mit dem Rücken gegen die Wand.

Die Auffassung der Nervenphysiologie und Psychologie der niederen Tiere pendelt immer noch zwischen den beiden Extremen und hält sich zu wenig in der Mitte. Die Tropismen bei den höheren Tieren, auch bei den Arthropoden sind nicht mehr die primitiven Reflexbogen, sondern sie sind zum Teil sicher schon auf die, die Eindrücke verarbeitende und miteinander in Beziehung bringende Tätigkeit der Nervenzentren zurückzuführen.

Bei einem primitivsten Bahnhof, wo ein gegenseitiger Austausch der verschiedenen (Reflex-) Bahnen mit Hilfe von Weichen nicht vorgesehen ist, wo das Wesen des Zentrums nur in einer Überkreuzung mit Hilfe von Überführungen besteht, braucht es keinen Weichenwärter, keine Intelligenz. Gehen aber die für den Außenstehenden gleich schematisiert aussehenden (Reflex-) Bahnen durch ein großes Bahnzentrum (und der Weg Auge—Bein z. B. führt beim Krebs durch das Gehirn), das unzählige Verbindungen der Weichen enthält, so greift hier überall die Intelligenz, der Weichensteller ein und muß hier eingreifen, auch wenn ein ebenso stereotyper Kurs für einen bestimmten Zug gefordert wird wie im ersten Fall.

Durch ein kompliziertes Zentrum — dieser Eindruck hat sich in letzten Jahren immer mehr bei mir verstärkt — kann ein Reflexbogen überhaupt nicht hindurchlaufen, ohne Typisches dieses höheren Zentrums im geringeren oder stärkerem Maße in Mitleidenschaft zu ziehen.

Im Anschluß an die oben besprochenen Ergebnisse der v. Buddenbrock'schen Arbeiten, deren Nichtbeachtung er direkt rügt, möchte ich nun noch die übrigen, die er in seiner Arbeit aus dem Jahre 1915 publiziert hat, einer kurzen Kritik unterziehen, da er vielleicht auch über die Ignorierung dieser Resultate Schmerz empfunden hat.

Um das Vorhandensein eines Lichtrückenreflexes bei fliegenden Insekten zu prüfen, befestigte er einer Fliege ein Stäbchen auf dem Rücken des Thorax, das etwa 2 Thoraxdurchmesser lang war. Dieses Stäbchen war am anderen Ende drehbar um eine Achse aufgehängt. Gewichte, die in Verlängerung des Stäbchens über seine drehbare Achse hinaus angebracht wurden, kompensierten das Gewicht der Fliege, so daß diese nun schon durch einen geringen Anstoß in eine Drehung versetzt werden konnte, andererseits in jeder Lage auch im Gleichgewicht war. Die Drehungen, die die Fliege bei dieser Vorrichtung ausführen konnte, waren die einer Perpendikelscheibe um den außerhalb der Scheibe liegenden Drehpunkt. Das Pendel, in dem die Fliege befestigt war, wurde nun in horizontale Lage gebracht. Die Fliege hing also in Seitenlage in der Luft; und nun begann v. Buddenbrock mit Lichteinfall zu arbeiten und vermißte trotz lebhafter Flügeltätigkeit des Insekts eine entsprechende Drehung um seine Längsachse. Zu dem negativen Resultat, das er erhielt, bemerkt er: „Da ich außerstande bin, einen Fehler in dieser Versuchsanordnung zu entdecken, ziehe ich hieraus den Schluß . . .“ p. 7, 1915.

Man darf wohl mit Sicherheit erwarten, daß das Tierchen das lebhafteste Bestreben hatte, aus dieser unnatürlichen Seitenlage herauszukommen, durch welche Reize dies Bestreben auch ver-

mittelt sein möge. Man darf es sicher erwarten, wenn man sieht, daß jedes Insekt, das man in irgendeiner Schräglage abfliegen läßt, sofort in Bauchlage übergeht. Man darf es aber sicher nicht erwarten bei der verunglückten Versuchsanordnung v. Buddenbrock's, die dem Tier jede Möglichkeit nimmt, sich um die Längsachse zu drehen. Muß doch die Fliege unter normalen Verhältnissen, wenn sie von Seiten- in Bauchlage überzugehen strebt, diese Bewegung damit einleiten und damit fortsetzen, daß die eine Seite gehoben, die andere gesenkt wird. Was aber mutet v. Buddenbrock dem Tier zu! Hier soll sich die Fliege in Seitenlage nach abwärts bewegen; statt einer Drehung, eine seitliche Verschiebung. v. Buddenbrock „weiß", daß das Tier auf diesem Wege schließlich auch zum Ziel, nämlich in Bauchlage kommen könnte, aber die Fliege ist doch nicht auch so schlau dieses zu „wissen"; sie will sich eben drehen und bemüht sich nicht, die sinnige Anordnung v. Buddenbrock's zu durchschauen.

Auf der nächsten Seite berichtet er über *Branchipus* und führt hier aus, daß Tiere, denen er die Fazettenaugen weggenommen hatte, den Lichtrückenreflex beinahe normal zeigen, daß aber solche, denen er nur das Naupliusauge entfernte, nur noch sehr schwach den Lichtrückenreflex erkennen lassen und er faßt dies als eine spezifische Leistung resp. Nichtleistung dieser beiden Arten von Augen auf. Hierbei habe ich das große Bedenken, daß das Versagen der Tiere bei der Entfernung des Naupliusauges vielleicht gar nicht darauf zurückzuführen ist, daß das Naupliusauge mit diesem Lichtrückenreflex besonders zu tun hat; möglicherweise ist die Ursache nur darin zu sehen, daß bei einer Entfernung des Naupliusauges das Gehirn in viel stärkerer Weise in Mitleidenschaft gezogen werden muß (wenn auch nicht direkt geschädigt, so doch durch das Eindringen von Wasser), als bei Abschneiden der Augenstiele dies der Fall sein mag.

Noch ein letztes Wort über dieselbe Publikation. Wie bei den eben und schon weiter vorn besprochenen Versuchen über Fliege, über *Branchypus* und *Leptomysis*, so finde ich in meinen Separatabzügen seiner Arbeiten auch an verschiedenen anderen Stellen Randbemerkungen beigefügt, die ich bei der ersten Lektüre hingeschrieben habe und die mindestens ein Fragezeichen, häufig aber mehr als dies bedeuten und die alle ebenso berechtigt sind wie die hier ausgeführten Randbemerkungen, über deren Berechtigung der Leser selbst entscheiden mag. Ich verzichte darauf, sie alle hier anzureihen. Nur da habe ich nicht geschwiegen, wo mir v. Buddenbrock Nichtbeachtung der (= seiner) neuesten Ergebnisse vorwirft. Wollte man seine Arbeiten kritisch erschöpfen, es dürfte von manchen, z. B. von der erwähnten aus d. J. 1915 kein Punkt unberührt bleiben.

Auf Seite 388 glaubt v. Buddenbrock weiter für Heß noch eine Lanze brechen zu müssen, indem er schreibt: „Ebensowenig Gnade wie Rádl hat auch C. v. Heß vor den Augen des Verfassers gefunden, wovon wir uns im Kapitel über das Farbensehen hinreichend überzeugen können. Demoll stellt es so dar, als ob das einzige Resultat von Heß dies eine wäre, ‚daß die Helligkeitskurve der verschiedenen Lichter bei den wirbellosen Tieren zusammenfällt mit der Helligkeitskurve des total farbenblinden Menschen'. Den hieraus von Heß gezogenen Schluß, daß auch bei den wirbellosen Tieren totale Farbenblindheit vorliege, erkennt Demoll nicht als zwingend an, und mit dieser rein negativen Feststellung ist die ganze große Arbeit von Heß für ihn erledigt. Es erscheint mir nötig, den sehr verdienstvollen Münchner Forscher gegen diese nicht ganz korrekte Art der Beurteilung ein wenig in Schutz zu nehmen."

Was ich von Heß aufgeführt habe ist folgendes: Seite 198 seine Beobachtungen über Entfernungssehen der Fliegen. Seite 205 werden ausführlich besprochen und voll und ganz anerkannt die Versuche über Adaptation und Unterschiedsempfindlichkeit. In einer Anmerkung ist allerdings ausgeführt, daß man nicht übersehen darf, daß „ein zwingender Beweis" für die eine Experimentserie von ihm noch nicht gegeben ist. Dagegen ist in dem 2. Absatz des Haupttextes hervorgehoben: „Wir verdanken Heß (1912) noch andere Untersuchungen, die eindeutig die Frage nach der Adaptationsfähigkeit des Fazettenauges bejahen."

Hinsichtlich des Farbensehens wurde festgestellt, daß Heß in seinen zahlreichen Untersuchungen den Nachweis geführt hat, daß die Wirbellosen sich den verschiedenen Lichtern gegenüber so verhalten, wie ein total farbenblinder Mensch sich in entsprechender Lage verhalten würde. Er wies also nach, daß die Helligkeitswerte eines Spektrums für diese Tiere gleich oder nahezu gleich sind wie für einen total farbenblinden Menschen. Nachdem diese Ergebnisse anerkannt wurden, weise ich dann darauf hin, daß der Schluß, daß den gleichen Helligkeitskurven gleiches Farbensehen entspricht, an sich nicht einwandfrei ist, daß er aber völlig zu verwerfen war in dem Moment, wo in anderer Weise, nämlich von v. Frisch nachgewiesen wurde, daß bei den Bienen eine Dressur auf bestimmte Farben möglich ist, die durch keinen farblosen Helligkeitswert ersetzt werden können, und ferner, daß eine Dressur auf nur Helligkeitswerte nicht gelingt.

v. Buddenbrock schließt nun so: „Wenn einzelne hochentwickelte Insekten wie die Bienen nach v. Frisch Farbensinn besitzen, so ändert dies gar nichts an der Richtigkeit der Heß'schen Auffassung, daß die große Überzahl der Arthropoden wie der

übrigen Wirbellosen in ihren erkennbaren Reaktionen sich völlig wie farbenblind verhalten."

Ich leugne durchaus nicht die Möglichkeit, daß es auch Insekten gibt, besonders vielleicht solche, die keine Fazettenaugen haben, nämlich die Larvenformen, auf die die Resultate von v. Frisch nicht ausgedehnt werden dürfen. Aber noch voreiliger wäre es, wollte man hier eine Farbenblindheit annehmen auf Grund der Versuche von Heß, nachdem diese bei den Bienen als nicht entscheidend, ja als irreführend sich haben erkennen lassen. Eine derartige Annahme wäre um so bedenklicher, als Heß selbst nachweisen konnte, daß all den untersuchten Insekten gleiches Helligkeitssehen zukommt. Ist für eine der Gruppen aber ein Farbensehen erwiesen, so wird man für die übrigen nur das sagen können, daß die gleiche Helligkeitskurve eine gewisse Verwandtschaft hinsichtlich der Gesamtfunktion nicht von der Hand weisen läßt, solange Tatsachen fehlen, um hierüber definitiv zu urteilen. Wenn ich daher von diesen Möglichkeiten, über die nichts Bestimmtes ausgesagt werden kann, völlig geschwiegen habe, so schien mir dies um so mehr berechtigt, als auf der andern Seite über diejenigen Formen Positives gebracht werden durfte, bei denen die Frage nach dem Farbensehen im Zusammenhang mit der Frage nach der Bedeutung der Blumenfarben immer das regste Interesse wach gehalten haben.

Seite 209 habe ich ausdrücklich festgestellt, daß von Heß vor v. Frisch bereits die Verkürzung der Sichtbarkeit des Spektrums im Rot für die Insekten erkannt hat.

Auf Seite 211 schließlich habe ich ausführlich etwa eine ganze Seite über die Untersuchungen von Heß über die Einwirkung ultravioletten Lichtes gesprochen.

In der Behandlung der so heiß umkämpften Frage über das Farbensehen der Insekten war ich eifrigst bestrebt, den beiden so hoch verdienten Männern Heß und Frisch volle Gerechtigkeit werden zu lassen. Ich habe rückhaltlos anerkannt, wo ich anerkennen zu dürfen glaubte und habe andererseits objektiv kritisiert und zurückgewiesen, wo es mir nötig schien, so daß ich auch heute noch jedes Wort, was ich in dieser Angelegenheit geschrieben habe, vor meinem wissenschaftlichen Gewissen vertreten kann. So wie ich früher mehr zu der Auffassung von Heß neigte und dem Wahrscheinlichkeitsbeweis, den er anführte, eine höhere Bedeutung zumaß und so wie ich damals in einem Referat versuchte, auch den Arbeiten von v. Frisch gerecht zu werden, so habe ich auch jetzt, wo mich die positive Beweisführung von v. Frisch erkennen ließ, daß die negative von Heß aufzugeben ist, in derselben Weise nur das Bestreben gehabt, anzuerkennen, was anzuerkennen ist. Und ich glaube nicht, daß Heß mir einen anderen Vorwurf machen könnte und würde, als den, daß ich einen anderen Standpunkt einnehme.

Schließlich kommt v. Buddenbrock noch auf die von Demoll-Scheuring aufgestellte Auffassung der Tätigkeit der Ocellen zu sprechen und meint, daß es nicht möglich ist, in den Ocellen ein Mittel für binokulare Entfernungslokalisation (im Verein mit dem Fazettenauge) zu sehen. Er schreibt darüber: „Gegen diese ganze Deduktion ist der folgende Einwand zu machen:

.Das binokulare Entfernungsmessen hat in erster Linie die Kongruenz der Bilder zur Voraussetzung, die durch beide Augen dem Gehirn vermittelt werden. In unserem Falle existiert eine solche Kongruenz nicht, vielmehr muß bei dem grundverschiedenen Bau von Ocellus und Fazettenauge von vornherein angenommen werden, daß jedes Objekt in beiden Organen zwei ganz verschiedene Bilder entwirft. Hieran knüpft sich die Frage: Woher weiß das Insekt, daß das Bild a im Ocellus und das total verschiedene Bild A im Fazettenauge zu einem und demselben Gegenstand gehören?'

An dieser Überlegung scheitert die Demoll-Scheuring'sche Auffassung der Ocellen vollständig."

Wenn v. Buddenbrock glaubt, hier in diese Frage besonders tief eingedrungen zu sein, so irrt er sich. „Woher weiß das Insekt, daß das Bild a im Ocellus und das total verschiedene Bild A im Fazettenauge zu einem und demselben Gegenstand gehören?"

Zunächst antworte ich ihm: Das Insekt „weiß es", weil ihm diese Beziehungen zum Ocellus und Fazettenauge fest vererbt sind; und dann frage ich ihn weiter:

Woher „weiß" die Kreuzspinne, daß sie eine Eristalisfliege mit Erfolg und ohne Gefahr attackieren kann, mit einer Biene oder Wespe aber sehr vorsichtig umzugehen hat, woher „weiß" sie dies, auch wenn sie nie gestochen wurde? Tatsache ist, daß sie bei der Wespe anders zu Werke geht als bei der Fliege. Tatsache ist also, daß hier etwas vererbt werden muß, was mindestens ebenso kompliziert ist wie das, was unsere Auffassung der Ocellen fordert. Und, um auf ein gleiches zu sprechen zu kommen, auf etwas, was sich direkt der hier aufgeworfenen Frage anschließt, frage ich ihn weiter: Woher kommt es, daß ein Schwärmer, der als Raupe und als Puppe im Dunkeln gehalten wurde und auch bis zu dem Moment des Abfluges in dunkler Schachtel verhindert wurde, irgendwelche Raumorientierungen, mit Ausnahme über den Tastraum (tastbare nächste Umgebung) zu gewinnen, woher kommt es, daß dieses Tier im Moment des Abflugs sich vollständig orientiert im Raume zeigt, nicht anstößt, ausweicht, wo es auszuweichen gilt, und so deutlich dokumentiert, daß ihm eine Raumorientierung mitvererbt ist und dies anscheinend in höherem Maße als es bei uns Menschen der Fall ist[2]).

2) Ich habe diese Beobachtung gelegentlich vor zwei Jahren gemacht, da mich diese Fragen von jeher interessierten und da mir ihre positive Beantwortung, d. h. die Beobachtung, daß derartig vererbtes Material in der Tat vorliegt, am meisten für eine Vererbung erworbener Eigenschaften zu sprechen schien.

Hier wird vererbt, was v. Buddenbrock als ausgeschlossen erklärt, „eine Raumorientierung". Ob diese mangelhaft ist und nur durch 2 Fazettenaugen vermittelt wird, oder ob auch die Ocellen mit in Betracht kommen, spielt für das Prinzipielle dieser Frage keine Rolle. Für das Zusammenarbeiten der beiden Fazettenaugen allein ist ebenso entweder Erfahrung nötig, oder aber ein vererbtes Etwas, das die Erfahrung zu ersetzen vermag; und daß eine derartige Vererbung vorliegen muß, ist durch meine Versuche an den Schwärmern erwiesen [3]). Im übrigen hat uns (Demoll-Scheuring) die histologische Untersuchung den direkten Zusammenhang des Ocellarnervs mit dem 2. Ganglion des Fazettenauges feststellen lassen, so daß man keineswegs sagen kann, daß die morphologischen Vorbedingungen für ein In-Beziehung-Treten der Ocellaren — mit den Fazettenaugeneindrücken ungünstiger sei, als für ein solches der beiden Fazettenaugen.

An anderer Stelle — um dies gleich hier mitzubesprechen — hat v. Buddenbrock (1915) diese Theorie aus einem andern Grunde abgelehnt. Dort schreibt er: „Denn, wenn das Zusammenarbeiten beider Augensorten zum Entfernungssehen nötig ist, dann muß den zweitgenannten Insekten — gemeint sind diejenigen die keine Ocellen besitzen — diese Fähigkeit notwendigerweise völlig abgehen." Mit Hilfe der zitierten Arbeit über das binokulare Sehen hätte sich v. Buddenbrock leicht belehren lassen können, daß so wie beim Menschen auch bei den Insekten eine ganze Reihe von Faktoren für die Entfernungslokalisation in Betracht kommen können, die zum Teil ein relatives, zum Teil ein absolutes Entfernungsmaß geben, die ferner zum Teil nur für solche Objekte gelten, die nach vorn, d. h. innerhalb des binokularen Sehraums der Fazettenaugen liegen, teils wieder nur für solche, die seitlich von der Flugrichtung gelegen sind. Alle diese Möglichkeiten sind p. 552, 53 u. 54 genau besprochen und es ist auch soweit als möglich auf ihre größere oder geringere Bedeutung hingewiesen. Ausdrücklich wird darin betont, daß auch ohne Ocellen eine relative Entfernungslokalisation, ebenso eine absolute für nach vornliegende Gegenstände in erheblichem Maße vorliegen kann. Nur das Gewinnen von absoluten Entfernungsdaten für die Objekte, die nicht in dem meist kleinen Bereich des binokularen Sehfeldes

3) Auch beim Menschen scheinen manche Wahrnehmungen fundamentale Bestandteile zu enthalten, deren ererbte Natur kaum mehr zweifelhaft erscheint. S. 59 schreibt Bühler in seinem Buch „die geistige Entwicklung des Kindes" (1918): „Den ersten Licht- und Tastempfindungen des Kindes muß man darum gewisse primäre Bestimmtheiten des Ortes und der Ausdehnung ebenso zuschreiben, wie man ihnen Qualitäten und Intensitäten beilegt."

S. 62 lesen wir: „unwahrscheinlich aber ist es, daß das feinste und zwingenste Motiv zu Tiefeneindrücken, das wir Erwachsene an uns finden, nämlich die Querdisparation der Netzhautbilder beider Augen, seine Wirkung ganz der Erfahrung

der Fazettenaugen liegen, ist ohne Mittätigkeit der Ozellen wohl nahezu gleich Null. Ich zitiere nur den einen Satz Seite 554 der Originalarbeit: „Wir glauben . . . daß das stereoskopische Sehen und die Querdisparation erst da die Stelle der Ocellen vertritt, wo diese vollständig rückgebildet sind, wie z. B. bei den Tagschmetterlingen.“ Im Anschluß an diesen Satz wird noch ein weiteres, die ocellenlosen Insekten unterstützendes Entfernungskriterium, nämlich die gegenseitige Verschiebung der Objekte während des Flugs erwähnt.

Diese drei Seiten, die von dem Entfernungssehen ohne Ocellen handeln, stehen nun nicht etwa in der Einleitung oder sonst irgendwo an leicht übersehbarer Stelle, sondern zu Anfang des Hauptteiles, der besonders überschrieben ist mit „Eigene Auffassung“. v. Buddenbrock hat also entweder die Arbeit, über die er so emsig zu kritisieren beliebt, gar nicht gelesen, oder er hat sich als Eklektiker nur an die wenigen gesperrt gedruckten Sätze gehalten.

v. Buddenbrock hat aber weder die Arbeit gelesen, noch hat er irgend welche Kenntnis davon, daß hier mehrere Faktoren zusammenwirken, Faktoren, wie sie auch bei dem Sehen der Wirbeltiere bekanntlich in gleicher oder ähnlicher Weise eine Rolle spielen. Die Kritik fließt allerdings um so leichter dahin, je weniger auf Sachkenntnis beruhende Bedenken sich ihr entgegenstellen.

Ein Versehen, daß mir in dem Buch wirklich bei der Besprechung dieser Theorie passiert ist, hat v. Buddenbrock freilich nicht bemerkt. Becher hat mich darauf aufmerksam gemacht. Ich hatte die oben erwähnte in der Originalarbeit ausgeführte Hilfe, die für die Entfernungslokalisation in der gegenseitigen Verschiebung der Objekte (= sukzessive Parallaxe) gegeben ist, anzuführen vergessen. Ferner wurde noch nicht berücksichtigt eine von Bühler neuerdings gemachte Beobachtung, die hier Erwähnung verdiente.

Die Kritik über mein Buch resümiert v. Buddenbrock etwa mit dem Satz: „Bei einer solchen zusammenfassenden Darstellung, die doch dem Leser als Wegweiser durch das ganze Gebiet dienen soll, ist Vollständigkeit das oberste und erste Erfordernis, so gut wie bei einem

---

verdanken sollte, es liegt da wohl eine in der Struktur der Sehsubstanz vorgebildete Einrichtung, die nur nicht gleich funktioniert, sondern des Anstoßes von außen bedarf.“

Es spricht ferner immer mehr dafür, daß sogar die relative Unabhängigkeit des Sehens der Größe eines Objekts von dem zugehörigen Retinabildchen und ebenso die Unabhängigkeit des Sehens der Oberflächenfarben von der Beleuchtungsintensität nicht auf Erfahrung beruht, sondern diese Art des Sehens ein dem Auge der Säugetiere und Vögel — nur diese sind bisher daraufhin von Köhler untersucht — von vornherein Inhärentes, Ererbtes darstellt.

Fahrplan, der wertlos ist, wenn er nicht alle Züge enthält."

Ich würde mich schämen, ein Buch geschrieben zu haben, das den Vergleich mit einem Fahrplan aushält, das in fahrplanmäßiger Weise einzelne Tatsachen mit peinlichster Gewissenhaftigkeit aufzählt, dabei aber jedes geistige Band vermissen läßt.

Aber auch, wenn man diesen Vorwurf dahin mildern wollte, daß das Buch die einzelnen Kapitel in zu ungleicher Weise behandelt, einige Fragen zu intensiv, andere zu wenig, so verweise ich nur auf das, was ich in meinem Vorwort gesagt habe, worin ich deutlich eine Grenze zwischen diesem Buch und einem Lehrbuch in dieser Hinsicht zog und gezogen haben wollte: „Man wird wohl bemerken, daß dann und wann einer Frage vermehrte Aufmerksamkeit geschenkt und ihr intensiver nachgegangen wurde. Derartige Exkurse müssen in einem Lehrbuche unmotiviert erscheinen und daher einen Vorwurf einschließen. In Darstellungen jedoch, die immer wieder über den gesicherten Bestand unseres Wissens hinausgreifen müssen und in dem Maße, als sie dies zu tun gezwungen sind, die Individualität des Schreibenden deutlicher erkennen lassen, in solchen Büchern finde ich Abschweifungen in Gebiete, die den Verfasser besonders beschäftigen, nur begrüßenswert. Ich glaube daher, mir eine volle Zurückhaltung nach dieser Richtung hin nicht auferlegen zu müssen."

Wenn ich hier die Vorwürfe von v. Buddenbrock zurückgewiesen habe, so tue ich es nicht, weil ich der Überzeugung bin, daß an dem Buch nichts mehr zu bessern wäre. So wie ich aus der früheren Besprechung von Weinland manches entnahm, das mir durchaus beachtenswert erschien, so muß ich andererseits betonen, daß gerade die Fehler, die mir seit der Herausgabe des Buches am dringlichsten vor Augen traten, von v. Buddenbrock nicht erkannt wurden; wenigstens muß ich dies vermuten, weil er sie nirgends erwähnte und weil ich wohl nach dem Stil seiner Kritik nicht annehmen darf, daß er es aus Schonung für mich unterlassen hatte darauf hinzuweisen. Ich nehme zu jederzeit gern jede Belehrung an. Ich würde auch heute schon manches Kapitel, wie z. B. das über Geruch und Geschmack unter dem Einfluß der Lektüre von Henning's Buch und anderen wesentlich umschreiben. Ich fühle mich aber nur belehrt von Solchen, die über der Sache stehen.

(Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten Hamburg,
Direktor Prof. Dr. Nocht.)

Vorläufige Mitteilung über Mycetome bei Pediculinen.

Von H. Sikora.

Die Kleiderlaus, die Kopflaus, die Filzlaus und auch die Rattenlaus *Polyplax* besitzen ventral am Magen, zwischen Epithel und Muskelschicht, ein rätselhaftes Organ, die Magenscheibe oder „Leber". Es besteht aus radiär angeordneten Kammern, die von einer Hülle umschlossen werden und beim erwachsenen Tier einen sich wie Protoplasma färbenden, unregelmäßig scholligen körnigen Inhalt besitzen, der mit Pilzfäden nicht die entfernteste Ähnlichkeit aufweist. Cholodovsky beschrieb die Entstehung der Magenscheibe aus einem rundlichen, anfangs vor der Umstülpung des Embryo über dessen Kopf im Dotter liegenden Körper. Dies würde für die Auffassung sprechen, daß es sich um ein pilzführendes Organ handelt. Jedoch war mit dieser Auffassung die Tatsache nur schwer zu vereinen, daß die Magenscheibe, wie ich es durch Skizzen von Magenscheiben lebender Tiere nachwies, bei den erwachsenen Tieren kleiner wird und allmählich eine unregelmäßige, verzerrte Form annimmt, kurzum: atrophiert. Bei ganz jungen Läusen ist der Inhalt der Kammern ein Fadenkonvolut, dessen Verwandlung in eine Masse unregelmäßiger Schollen um die Zeit der 3-Häutung herum zu erfolgen scheint.

Bei der Schweinelaus *Haematopinus* fand ich während des Larvenlebens über den Magen verstreut eine Menge kleiner und einige größere, zuweilen rosettenförmig angeordnete Kammern, mit meist fadenförmigem Inhalt. Bei erwachsenen Schweinelläusen war von diesen Fadenkammern keine Spur mehr aufzufinden, so daß es etwas gewagt schien, diese Kammern der Schweinelauslarve mit der Pedikulusmagenscheibe zu homologisieren. Die Kleiderlaus und die Schweinelaus besitzt zwischen Eileiter und Eiröhren ein halbkugeliges Organ, dessen sehr dicke Wände in viele undeutliche Fächer mit Kernen und dicken radiär gestellten Stäbchen von etwa 50 μ Länge geteilt sind. Diese dickwandigen Halbkugeln, die Müller „Ovarialampullen" nennt, konnten *Receptacula seminis* sein. Da ich aber in ihnen selten etwas als Samenfäden deutbares fand, hielt ich sie für eine Art phagozytierendes Organ, das die Einschmelzung des ihm zunächst liegenden Eifollikels nach Ausstoßung des Eies zu besorgen hat. Anderseits scheinen sie mir pilzführenden Organen weit ähnlicher als die Magenscheibe.

Ich vermute, daß die Magenscheibe ein provisorisches Mycetom ist, das die Aufgabe hat, die Pilze zu beherbergen, bis das Ovarium

fertig ausgebildet ist, dessen Entwicklung durch ihre frühere Anwesenheit geschädigt werden würde, während der Magen im Laufe des Larvenlebens keiner wesentlichen Umwandlung unterliegt.

Bei der Schweinelauslarve beschrieb ich chromatinarme Kerne mit großem Nukleolus, von gleich dicken, langen, ziemlich regelmäßig angeordneten Fäden umgeben, und chromatinreichere, vielfach eingebuchtete Kerne, denen eine Masse zusammengeklumpter, Hohlräume enthaltender Kugeln anlag: „vermutlich unter Mitwirkung der Kerne entstehende Fäden.“ Nun scheint die umgekehrte Deutung — Zerfall der Pilzfäden in Schwärmformen, die das Ovarium aufzusuchen haben — befriedigender. Die provisorischen Mycetome verschwinden bei der Schweinelaus, und verkümmern bei den anderen Arten zu dem rätselhaften Organ, das Landois, „Magenscheibe“ benannte und das er für eine Verdauungsdrüse hielt, da die damaligen Untersuchungsmethoden nicht erkennen ließen, daß keine Verbindung mit dem Innern des Magens vorhanden ist.

Ein der Aufklärung besonders bedürfender Punkt ist das Schicksal der Pilze nach Verlassen der Magenkammern in männlichen Tieren: wahrscheinlich gehen sie in diesen zugrunde.

Ich werde auf dieses ungewöhnlich verwickelte Symbioseverhältnis in einer größeren Arbeit mit Abbildungen zurückkommen, sobald mir die Zucht des Pilzes gelingt. Bisher blieben die Kulturen mit Magenscheiben, Ovarien und Eiern steril, was möglicherweise auf zu gründliches Desinfizieren der Läuse vor der Präparation zurückzuführen ist.

Es scheint, daß auch andere Läuse, z. B. *Haematopinus eurysternus*, Mycetome im Ovarium haben. Sicherheit darüber wird sich erst durch Anwendung geeigneter Färbmethoden gewinnen lassen. Die Versilberung nach Levaditti scheint zu einer Kontrastfärbung der Pilze und des sie umgebenden Gewebes zweckmäßig zu sein, denn in einem Kleiderlauspräparat färbten sich die rundlichen Pilzmassen in den Eiern und die Stäbchen in den Wandkammern des Ovarienmycetoms hell grausepia wie sonst nichts anderes in der Laus.

Literatur.

Landois, Z. f. wiss. Zool. 1864, 1865.
Graber, Z. f. wiss. Zool. 1872.
Cholodovsky, Zool. Anz. 1904.
Müller, Zur Naturgeschichte der Kleiderläuse, Hölder 1915.
Buchner, Studien über intracellulare Symbionten, Archiv f. Protistenkunde 1912.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band **Juli 1919** **Nr. 7**

ausgegeben am 31. Juli 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: W. Goetsch, Neue Beobachtungen und Versuche an Hydra. S. 289.
C. Emmelius, Beiträge zur Biologie einiger Ameisenarten. S. 303.
F. Poche, Über das Definieren der systematischen Gruppen. S. 311.
Ph. H. Latzin, Die Rolle der Ausgleichsprinzipe in der Theorie des Lebens. S. 318.
E. Bresslau u. M. Buschkiel, Die Parasiten der Stechmückenlarven. S. 325.

Neue Beobachtungen und Versuche an Hydra.

Von Dr. Wilh. Goetsch, Assistent des Zoolog. Instituts Strafsburg.

Im 37. Band des Biolog. Zentralblattes habe ich eine vorläufige Mitteilung veröffentlicht über Versuche und Beobachtungen an Hydren, bei denen Regeneration und Fortpflanzung zusammenfielen. Diese Mitteilung möchte ich nunmehr in einigen Aufsätzen erweitern und näher ausführen. Ich werde mich dabei, der Zeit gehorchend, in der wir leben, so kurz wie möglich fassen und nur einzelne meiner in zahlreichen Protokollen niedergelegten Beobachtungen genauer beschreiben, die übrigen dagegen mehr allgemein darstellen.

Das Untersuchungsmaterial bestand wiederum aus *Hydra fusca*, den braunen Süßwasserpolypen, die nach manchen Autoren, in verschiedene Spezies eingeteilt werden. Ich behalte jedoch, R. Hertwig und seinen Schülern folgend, den Namen *fusca* bei, besonders da es für diese Untersuchungen gleichgültig ist, welche spezielle Art oder Unterart vorliegt.

Diese erste Mitteilung hier wird hauptsächlich von der

und den damit in Zusammenhang stehenden Vorgängen handeln, an die ich dann noch einige Beobachtungen anfügen werde, die sich an die gewonnenen Resultate anschließen lassen.

Zunächst seien über die Abhängigkeit der Hodenentwicklung von der Witterung, auf die ich schon in der früheren Arbeit hinwies, noch einige Beobachtungen mitgeteilt.

Die zu den Untersuchungen im Sommer 1918 benutzten Tiere entstammten fast alle einem Aquarium, in das die Reste früherer unter den verschiedensten Bedingungen gehaltenen Kulturen überführt waren und dort den Winter überdauerten. Ende Juni 1918 setzten fast alle Tiere dieses Aquariums plötzlich Hoden an, Zählungen ergaben 90% mit und nur 10% ohne Hoden. Wie bei früheren Beobachtungen ließ sich auch hier feststellen, daß nach längerer wärmerer Zeit kurz vorher, am 15. Juni, ein Witterungsumschlag eingetreten war, mit Kälte und Regen, so daß wohl sicher hierin die einsetzende Hodenproduktion zu suchen ist. Die Tiere, welche ich für diese Untersuchungen benützte, erhielten reichlich Futter, bildeten aber trotzdem keine Knospen. Am 2. Juli waren die Hoden bei fast allen Hydren verschwunden, nur wenige besaßen noch wohlentwickelte, mit beweglichen Spermien gefüllte männliche Geschlechtsorgane. Die Witterung war seit dem 29. Juni wieder wärmer geworden und hatte wohl so die Hodenbildung ungünstig beeinflußt. Hierzu ist noch zu bemerken, daß auch die Tiere, mit denen ich experimentierte, plötzlich rascher als zu erwarten war die Hoden rückbildeten, so daß ich für die ferneren Versuche besondere Vorsichtsmaßregeln mit gleichmäßig bleibenden Bedingungen anwenden mußte.

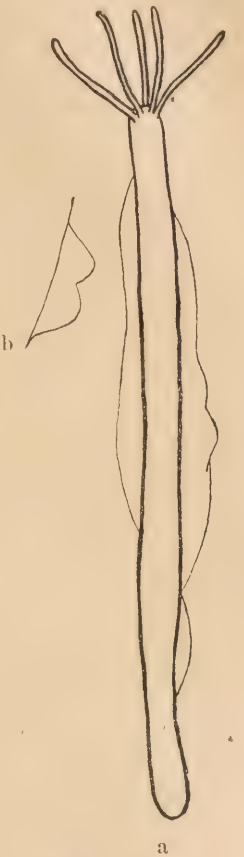
Am 28. Juli begannen die Hydren desselben Aquariums von neuem mit der Hodenbildung, und wiederum war nach einer größeren Anzahl warmer Tage kälteres Wetter eingetreten. Und nicht nur in diesem Aquarium bildeten die Tiere männliche Geschlechtsorgane, sondern auch in allen Behältern, die zu den verschiedensten Zeiten besetzt waren. Es zeigte sich auch durch Kontrollbeobachtungen, daß nicht nur bei der Zimmertemperatur der Umschlag der Witterung sich bemerkbar machte, sondern auch in den Teichen ließen sich jetzt Hydren mit Geschlechtsorganen finden, so daß wohl sicher der Witterungsumschlag von wärmerer zu kälterer Temperatur einen Einfluß auf die Hodenentwicklung hat und ihren Beginn verursacht.

Nach diesen Bemerkungen über das zeitliche Auftreten der Hoden noch einige neue Beobachtungen über ihre Entwicklung.

Nach Kleinenberg, Nußbaum u. a. werden die Hoden vor den Ovarien angelegt, und entstehen aus den intermediären Zellen des Ektoderms unmittelbar unter dem Tentakelkranz. Im reifen

Zustand bilden die Hoden mehrere, „einer Mamma ähnliche weiße Erhebungen“ (Nußbaum) oder „hohe Zylinder“ (Kleinenberg), an deren Außenseite die Ektodermzellen nur mehr als plattgedrückte, einschichtige Zellage zu finden sind, ohne daß in ihnen noch Nesselzellen angetroffen werden können. Im Zustand der Entwicklung soll nach Kleinenberg „die Bildung der samenbereitenden Organe eingeleitet werden durch auf rundlich umschriebene Stellen beschränktes Wachstum von Ektodermzellen, so daß sich die Hoden äußerlich zuerst nur als flache beulenartige Erhebung und durch ihre weißliche Farbe markieren“. Diesen Ausführungen kann ich nur in der Beschreibung der Farbe beistimmen. Nach meinen Beobachtungen beginnt die Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane äußerlich sich in nicht festumgrenzten Vorbuchtungen des Ektoderms zu zeigen, die häufig den ganzen Körper des Tiers einnehmen. Die Abbildung 1 gibt ein Bild von derartigen jugendlichen Stadien der männlichen Geschlechtsdrüsen, das mit den sonst gezeigten und gezeichneten so wenig übereinstimmt, daß ich selbst zunächst zweifelhaft war, ob hier überhaupt Hoden vorlägen oder irgendeine Mißbildung und Krankheit, die das Ektoderm auftrieb. Erst nach und nach entstanden dann aus diesen den Körper des Tiers manchmal ganz umziehenden Auftreibungen örtlich umgrenzte Stellen; es trat aus dem einheitlichen Gürtel bald hier, bald da eine stärkere Erhebung zutage (Fig. 1 a rechts), die sich dann nach und nach mehr ausbreitet. Nach Verebbung der dazwischen liegenden Partien entstehen hieraus dann die typischen, zipfel- oder zitzenförmigen Hoden, die jedoch manchmal bis zu einem sehr späten Stadium noch mit ihren Basen zusammenhängen (Fig. 1 b).

Fig. 1.



a: *Hydra fusca* mit ersten Hodenanlagen, die das ganze Tier umziehen.
b: Reife Hoden an der Basis verwachsen.

Abweichend von den bisher beschriebenen Beobachtungen ist demnach sowohl das gleichzeitige Auftreten der Hoden wie auch das Fehlen eines begrenzten Bezirks. Diese Erscheinung hat vielleicht ihre Ursache in der allzu stürmischen Hodenproduktion, die nach Hertwig eintreten kann, wenn die Tiere aus wärmerer Temperatur ins Kalte gestellt werden.

Auf die speziellen Verhältnisse bei der Hoden- und Sperma-

entwicklung will ich hier nicht näher eingehen, da von den verschiedensten Autoren hierüber ausführliche Beschreibungen vorliegen. Das Endprodukt dieser Entwicklung ist die zipfel- oder zitzenförmige Erhebung, abgeschlossen nach außen durch die platten Ektodermpartien, deren Zellgrenzen häufig verwischt sind. Innerhalb dieser Ektodermumhüllung finden sich, suspendiert in einer Flüssigkeit, die Entwicklungsstadien der Spermien, bei ganz reifen Hoden an der Spitze die ausgewachsenen Spermatozoen, mit stark färbbarem Köpfchen und den Schwanzteilen, deren wimmelnde Bewegung schon bei schwächerer Vergrößerung sichtbar ist, besonders an der Spitze der Hoden. Das Aufhören dieser Bewegung zeigt rein äußerlich die eintretende Degeneration und Rückbildung der Hoden an, der wir uns nun zuwenden wollen.

Wie ich in einer früheren Mitteilung in Bd. 37 dieser Zeitschrift schon beschrieb, tritt eine Rückbildung der Geschlechtsorgane, sofern sie noch nicht allzuweit ausgebildet sind, in dem Moment ein, in welchem die Hydren zur Regeneration der verloren gegangenen oder amputierten Körperteile schreiten. Bei den Hoden wird äußerlich diese Rückbildung dadurch sichtbar, daß, wie soeben erwähnt, die Spermabewegung geringer wird und nach und nach aufhört; dann beginnen die einzelnen Hodengebilde ihre straffe Form zu verlieren, sie fangen an etwas zu schrumpfen, wodurch die einzelnen Zellen des Ektoderms auch äußerlich als kugelige Gebilde sichtbar werden (Fig. 2a). Auf einem weiteren Stadium der Rückbildung sind dann die Hodenreste nur mehr als flache Erhebungen über der Körperoberfläche sichtbar (Fig. 2b); allmählich verstreicht auch diese geringe Ausbuchtung, und zu allerletzt sind die Hoden dann nur noch als kleine weißliche Gebilde zwischen Ektoderm und Entoderm zu sehen, die häufig auch äußerlich eine Vorbuchtung des inneren Blattes verursachen. Dann verschwinden sie restlos und sind an lebenden Tieren nicht mehr nachweisbar.

Die Zeitspanne, in welcher diese bis zum völligen Verschwinden der Hoden führenden Vorgänge sich abspielen, ist verschieden. Es hängt die Schnelligkeit des Verlaufs einmal ab von der Witterung; bei wärmerer Temperatur geht die Reduktion bedeutend rascher vor sich als bei niederer. Nach 5—6 Tagen ist im allgemeinen auch bei kälterer Umgebung die Rückwärtsentwicklung soweit vorgeschritten, daß bei lebenden Tieren und Totalpräparaten nichts mehr von Hoden und Spermaresten gesehen werden kann, bei wärmerer Temperatur kann die Rückbildung schon nach 2—3 Tagen vollendet sein. Dies geschieht jedoch nur unter ganz besonderen Bedingungen. Beschleunigt wird die Reduktion nämlich außerdem noch durch den Ernährungszustand, in dem sich die Tiere befinden. Je schlechter dieser ist, um so schneller verschwinden die Hoden, während ein guter Ernährungszustand, der sich meist

in der dunkleren Färbung der Tiere kundtut, die Rückbildung verlangsamt. Endlich kommt es noch auf die Lage der Hoden an. In nächster Nähe der Schnittfläche, an der die Regeneration ansetzt, verkleinern sich die Hoden bedeutend schneller als an Stellen, die von dieser Regenerationszone entfernter sind. Auch hier ist noch ein Unterschied zwischen den einzelnen Teilstücken der Tiere zu machen. Ein Kopfteil, der nur den Fuß zu ergänzen hat, reduziert die Hoden weniger rasch als ein unteres Stück, bei welchem der ganze Kopfteil mit den Tentakeln neu zu entstehen beginnt. An der Abb. 2, welche Teilstücke ein und desselben Tieres zu derselben Zeit darstellt (nach 2 Tagen), kann man sich von dem Unterschiede der Hodenreduktion an den verschiedenen Teilen ein Bild machen. Stücke endlich, die aus der Mitte herausgeschnitten sind und Kopf und Fußscheibe entbehren, reduzieren unter denselben Bedingungen die Hoden am schnellsten.

Fig. 2. Fig. 3.

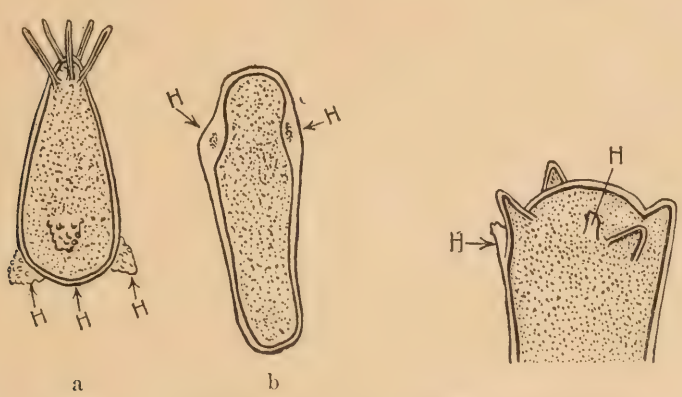


Fig. 2. a: oberes, b: unteres Teilstück einer *Hydra*, 2 Tage nach der Operation. H = Hoden.

Fig. 3. Regenerierendes unteres Teilstück von *Hydra* mit Hoden unmittelbar an den Tentakelanlagen.

Diese hier angeführten Tatsachen geben uns schon einen Hinweis dafür, was als Ursache der Reduktion von den Geschlechtsorganen anzusehen ist. Der Grund der Rückbildung ist stets darin zu suchen, daß bei der eintretenden Regeneration viel Material gebraucht wird, sodaß sofort die Weiterentwicklung der nahe gelegenen Hoden unterbleiben muß. Es ist möglich und sogar wahrscheinlich, daß die ganz reifen Spermatozoen noch ausgestoßen werden und ins Freie gelangen; die übrigen nicht völlig zur Reife gelangten dagegen bleiben in der Entwicklung zurück und dienen als Material zum Wiederaufbau des Tiers. Bei der Neubildung der Fußscheibe, die sich ja äußerlich als keine besonders hervortretende Organbildung zeigt, läßt sich der Verbrauch der Ge-

schlechtsorgane nicht so ohne weiteres makroskopisch beobachten; man muß sich darauf beschränken, die Rückbildung der Hoden sukzessive bis zu ihrem Verschwinden zu kontrollieren und kann dann 1—2 Tage später feststellen, daß das Tier die Möglichkeit der Anheftung nunmehr wieder erlangt hat.

Bei der Bildung der Tentakeln dagegen läßt sich auch äußerlich beobachten, daß der Abbau der Hoden mit dem Aufbau der kleinen Tentakeln Hand in Hand geht. Die Tentakeln entstehen nämlich vorzugsweise da, wo Hoden in Rückbildung sich befinden. Sie bilden sich stets im allernächsten Umkreis der reduzierten Hoden, in manchen Fällen sogar aus den Hodenresten selbst. Die in den Abbildungen 3, 4 und 5 gezeichneten Verhältnisse waren besonders instruktiv.

Das in der Figur 3 gezeichnete untere Stück einer *Hydra* zeigt die Regenerationszone, an der sich gerade kleine Tentakelanlagen bilden; bei der warmen Temperatur, in der das Tier gehalten wurde, geschah dies schon am zweiten Tag, nachdem der Kopfteil entfernt war. Wie man an der Abbildung sieht, liegen die schon stark rückgebildeten Hoden immer ganz in der Nähe der Tentakelanlagen, links auf dem Bilde unmittelbar an der Basis der kleinen Tentakelknospe. Bei der mit Nr. 73 in meinen Protokollen bezeichneten *Hydra* war ähnliches zu beobachten. Am 12. VI. 1918, dem zweiten Tag nach der Operation, waren die drei Hoden des unteren Teilstücks bereits stark degeneriert, die oberen mehr als die unteren (Fig. 4 a). Eine Bewegung von Sperma war nicht mehr sichtbar. Am 13. VI. frühmorgens waren an den Stellen der Hoden drei Vorstülpungen sichtbar, die oberste war die größte und ließ sich deshalb sowohl wie wegen ihrer Lage als Tentakelanlage identifizieren; bei der in Abb. 4 b links gezeichneten Vorwölbung dagegen war es zweifelhaft, ebenso bei der ein Stück unter der ersten liegenden dritten Ausbuchtung, ob man einen Hoden vor sich hatte oder einen jungen Tentakel. Ich war zunächst geneigt, das erstere anzunehmen, zumal wegen der Lage, an der man doch keinen Tentakel erwarten konnte. Es zeigte sich jedoch bald, daß hier trotz der ungewöhnlichen Lage ein junger Tentakel sich bildete, denn bereits am Nachmittag desselben Tages wuchs sich die Vorwölbung zu einem wirklichen kleinen Fangarm aus, und auch der dritte Auswuchs auf der entgegengesetzten Seite bildete sich zu einem Tentakel um, so daß am Abend, als ich das Tier abtötete, sich ein Bild ergab, wie es die Figur 4 c zeigt: einen kleinen und einen etwas größeren Tentakel an der obersten Spitze, und unterhalb des größeren, also an einer Stelle, wo normalerweise niemals ein Fangarm zu finden ist, ein dritter hervorwachsender Tentakel.

Noch demonstrativer gestalteten sich die Beobachtungen an einem anderen Tier, bei dem die Umbildung eines Hodenrestes in

einen Tentakel unter meinen Augen vor sich ging. Die Figur 5 a zeigt den unteren Stumpf einer *Hydra*, der bei niederer Temperatur das Köpfchen zwei Tage vorher abgeschnitten war. Man sieht an dem Bild noch deutlich zwei große Hoden, die dicht an der Schnittstelle sich befinden, während der dritte Hoden, der sich auf der hinteren Seite befand, deshalb natürlich nicht sichtbar ist. Alle Hoden zeigten zu dieser Zeit (12. VII. 1918) noch lebhafte Spermabewegung. Am Tage danach waren in den frühen Morgenstunden die Hoden in beginnender Degeneration; an der äußersten Spitze des ganzen Stumpfes erhob sich eine ganz leichte Vorwölbung, die erste Anlage eines Tentakels, wie sich später herausstellte. Am 14. VII. waren 4 Uhr morgens außer dem ersten, im Wachstum

Fig. 4.

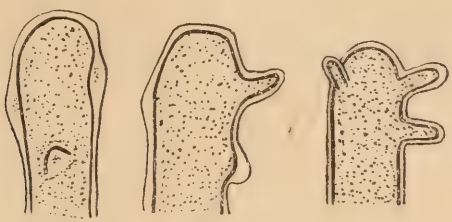


Fig. 4. a—c Fortschreitende Umbildung von Hoden in Tentakel.

begriffenen Tentakel an der Spitze noch unzweifelhaft als Hoden zu bezeichnende Erhebungen festzustellen, die von Stunde zu Stunde jedoch sich immer mehr rückbildeten. Dafür begannen nunmehr die Tentakelanlagen hervorzusprießen, zunächst zwei weitere, die etwas oberhalb der Hodenreste entstanden, und zwar so, daß sie sich immer zwischen je zwei Hoden befanden. Am Abend desselben Tages zeigte das Tier das Bild der Figur 5 c; d. h. es waren drei große Tentakel vorhanden, und eine kleinere Anlage zu einem vierten; der eine Hoden war ganz verschwunden, ein anderer, auf der Abbildung nicht sichtbar, in starker Degeneration, der dritte, in der Figur unterhalb des einen Tentakels zu sehen, ebenfalls bereits stark geschrumpft, aber noch deutlich als Hoden erkennbar.

An diesem zuletzt erwähnten Hoden ließ sich nun unzweifelhaft die Umbildung in einen Tentakel feststellen. Am 15. VII. ganz früh morgens nämlich konnte man an dem Tier neben vier wohlausgebildeten Tentakeln und einem in Abb. 5 d unten links sichtbaren ganz geringen Restchen des zweiten Hodens noch den dritten Hoden in sehr weit fortgeschrittener Degeneration erkennen; am Vormittag begann die Umbildung in einen Tentakel, d. h. an der Stelle, an welcher der Hoden sich befand, konnte man eine ganz minimale Vorstülpung erkennen, die ein Mittelding zwischen einem Hodenrest und einer jungen Tentakelanlage darstellte (Fig. 5 d).

Am Nachmittag des 15. VII. war es dann nach und nach unzweifelhaft geworden, daß hier ein fünfter Tentakel hervorzusprießen begann, und zwar, wie es Figur 5 d und e zeigt, an einer Stelle, die etwas unterhalb der übrigen Tentakel sich befand; wie bei dem in der Abb. 4 gezeichneten Tier an einer Stelle also, an welcher sich für gewöhnlich keine Tentakel finden.

Die Frage, wie diese Umwandlung vor sich geht und wie solche Umsetzungen zu erklären sind, konnten die Beobachtungen an lebenden Tieren nicht beantworten. Schnitte dagegen gaben guten

Fig. 5.

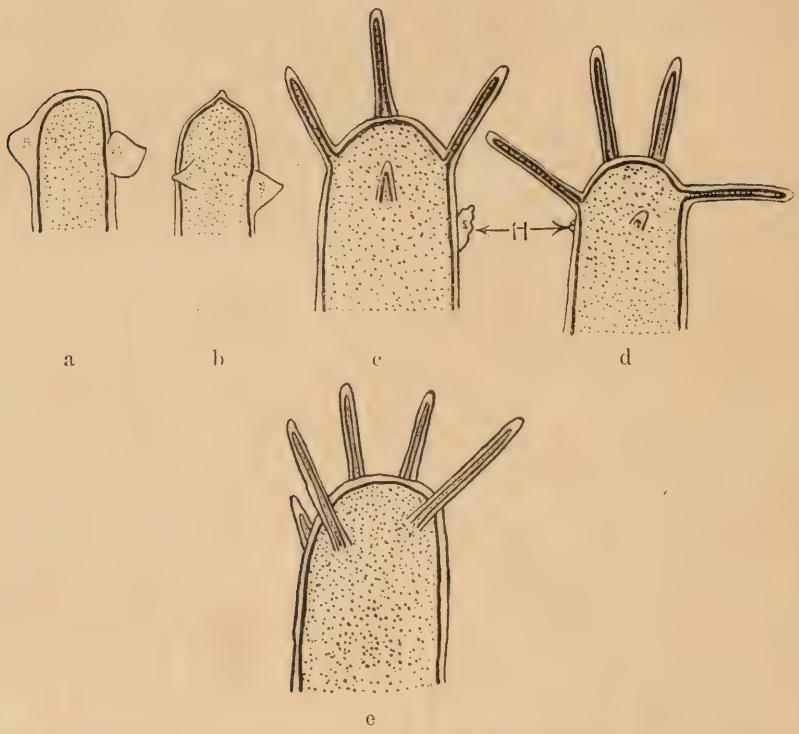
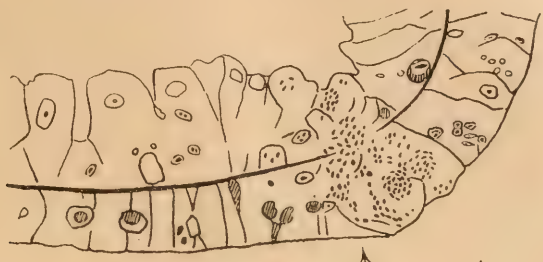


Fig. 5. Umbildung von Hoden in Tentakeln bei *Hydra fusca*. H = Hodenreste.

Aufschluß darüber und konnten auch die Resultate der an lebenden Tieren gemachten Untersuchungen bestätigen. Es zeigte sich nämlich auch an den Schnitten, daß die der Operationswunde näher liegenden Hoden stets weiter rückgebildet waren als die, welche ihr entfernter lagen. Die größere oder geringere Degeneration macht sich in den Schnitten in der Weise geltend, daß in den Hoden und Hodenresten mehr oder weniger Spermatozoen sichtbar sind; sie treten in den Serien als kleine, lebhaft und kräftig gefärbte länglichrunde Körperchen hervor, teils einzeln, teils zu Klumpen geballt, und können mit anderen Organen und Organteilen gar

nicht verwechselt werden (Fig. 6—8). Was wird nun aus diesen Körperchen, wenn die durch eintretende Regeneration bedingte Rückbildung der Hoden eintritt? Bilden sie sich um oder werden sie aufgelöst? Beides konnte theoretisch angenommen werden. Die Untersuchungen der Schnittserien ergaben jedoch ein anderes Resultat; sie zeigten, daß die Spermatozoen verdaut werden, und zwar in ganz normaler Weise von den Entodermzellen, als ob sie Nahrungskörper wären.

Fig. 6.



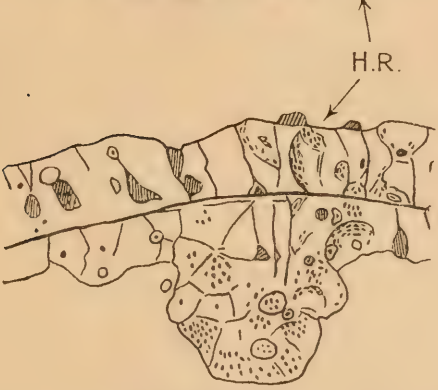


Fig. 7.

Fig 6. Schnitt durch *H. f.* mit Hoden, die in Reduktion sich befinden. Überwandern der Spermien nach Auflösung der Stützlamelle. HR = Hoden-Reste. Obj. V. Oc. I.

Fig. 7. Längsschnitt durch *H. fusca*. Vorbuchtung der Entodermzellen, die mit Sperma-Resten angefüllt sind Obj. V. Oc I.

Jeder Schnitt durch eine *Hydra*, deren Hoden einige Zeit in Reduktion sich befanden, zeigte die eigenartige Tatsache, daß die typischen unverkennbaren Spermien auch im Entoderm zu finden waren. Systematische Versuche und Schnittserien von Tieren, die in den verschiedensten Reduktionsstadien abgetötet wurden, ließen dann auch erkennen, wie eine solche Erscheinung zustande kommt. Bei Tieren, die kurz nach der Operation geschnitten wurden, sind die Spermatozoen natürlich nur im Ektoderm anzutreffen. Nach kurzer Zeit jedoch beginnen sie auch im Entoderm aufzutreten. Es war zunächst unklar, wie das möglich ist, da ja zwischen beiden Schichten eine Stützlamelle sich befindet, die ein einfaches Über-

treten von einer Schicht zur andern verhindert. Es zeigte sich nun, daß diese Stützlamelle bei solchen Stücken, die Hoden in Reduktion besaßen, an manchen Stellen eine Strecke weit durchbrochen und aufgelöst war; meist nur ein kleines Stück weit, so daß auf Schnittserien von 10 μ nur an einem einzelnen Schnitt die Durchbrechung mit aller Deutlichkeit sichtbar war, während an den vorhergehenden und folgenden Schnitten die Lamelle in ununterbrochener Linie verlief und die beiden Schichten trennte. Abb. 6 zeigt eine solche Durchbrechung der Stützlamelle, und zeigt auch, wie die Spermatozoen mit der Überwanderung vom Ektoderm ins Entoderm beginnen.

Fig. 8.

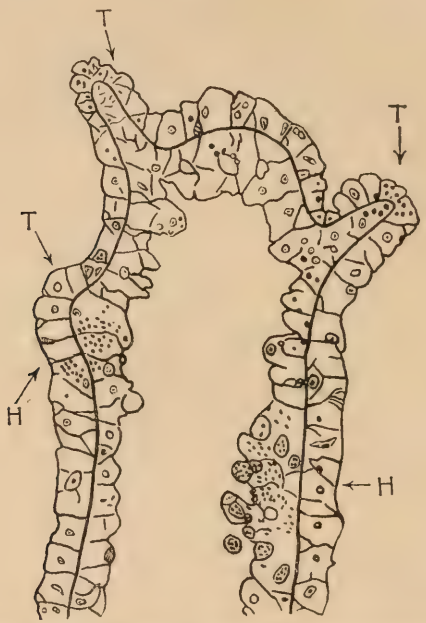


Fig. 8. Schnitt (längs) durch *Hydra fusca* mit degenerierten Hoden (H) und hervorwachsenden Tentakeln (T). Rechts Sperma nur im Entoderm. Obj. III. Oc. III.

Je weiter die Reduktion der Hoden fortschreitet, um so weniger Spermien sind im Ektoderm anzutreffen, während sich die Entodermzellen immer mehr mit ihnen füllen. Sie werden dann dort in Vakuolen eingeschlossen und intrazellulär verdaut, wie es die Abb. 7 demonstriert, die einige solcher Nahrungsvakuolen mit Spermaresten aufweist. Nach und nach verschwinden die Spermatozoen immer mehr aus dem Ektoderm (Abb. 8 rechts); sie füllen nunmehr nur das Entoderm, das auf diese Weise an bestimmten Partien unter sehr günstigen Ernährungsbedingungen steht. Die Folge davon ist ein Größer- und Kräftigerwerden der Entoderm-

zellen an diesen Stellen, so sehr meist, daß das Entoderm hier große Vorbuchtungen bildet (Abb. 7)

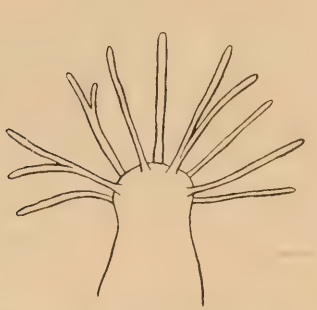
Dieses an bestimmten Bezirken lokalisierte Wachstum und die dadurch bewirkte Vermehrung der Zellen, hervorgerufen durch die fortwährende Fütterung mit immer nachdringenden Spermien, erklärt es nun, daß gerade an diesen Stellen die Regeneration und Neubildung von Organen besonders rasch eintritt. Das vorhandene Nährmaterial begünstigt die Wachstumsbedingungen natürlich sehr, so daß schon im allgemeinen an solchen Punkten das Hervorwachsen der Tentakeln verständlich ist. Es läßt sich aber auch noch ein direkter Einfluß von den in Rückbildung begriffenen Hoden an der Neuentstehung der Fangarme feststellen. Die Vergrößerung und das Wachstum der Entodermzellen verursacht nämlich nicht nur eine Vorwölbung nach innen, sondern auch häufig eine Ausbuchtung nach außen (Fig. 8 links), und drängt dann das Ektoderm ebenfalls nach außen, besonders da diese Zellen, welche die Hodenbedeckung dort bildeten, sehr dünn sind. Sie bilden sich erst nach und nach wieder zu den typischen Ektodermzellen um, sind also ihrerseits ebenfalls in Entwicklung und Wachstum begriffen. Und so kommt es, daß unmittelbar aus den Hodenresten so leicht Tentakel hervorgehen, auch an Stellen, die unterhalb des normalen Tentakelkranzes liegen.

Die Abb. 8 zeigt einen derartigen Fall. Der Längsschnitt durch einen regenerierenden *Hydra*-Stumpf weist am äußersten Ende zwei etwas größere Tentakel auf. Unterhalb der auf der Abbildung nach links liegenden Tentakelknospe befand sich ein Hoden, dessen Samenelemente bis auf geringe Reste aus dem Ektoderm verschwunden sind. Das Entoderm enthält dagegen noch reichlich in Verdauungsvakuolen eingeschlossene Spermien, auf dem Schnitt selbst sind allerdings nur geringe Reste getroffen, die in großen, nach dem Ektoderm zu vorgebuchteten Zellen liegen. Die Zellen der äußeren Schicht, welche die Umhüllung der beinahe ganz verschwundenen Hoden bildeten, sind ihrerseits in Regeneration und Wachstum begriffen, und so ist es unzweifelhaft, daß aus dieser Hervorwucherung ebenfalls ein Tentakel herausgewachsen wäre, wenn ich das Tier nicht abgetötet hätte. Verschiedene andere Schnitte durch größere Tentakelanlagen mit Hodenresten sowie die Beobachtungen an lebenden Objekten liefern dafür den Beweis.

Die zunächst so auffallende Erscheinung, daß so verschiedene Organe wie Hoden und Tentakel sich unmittelbar ineinander verwandeln können, ist im Grunde genommen also nur auf die Tatsache zurückzuführen, daß da, wo viel Nahrung vorhanden ist, auch zunächst eine Entwicklung, eine Regeneration erfolgt. Die negative Seite dieser Erscheinung ließ sich ebenfalls an meinen Untersuchungsobjekten beobachten: es traten Hemmungen da ein, wo

eine Art Kampf der Teile um das Nahrungsmaterial stattfand. Eine *Hydra* mit Knospe, welcher der Kopfteil oberhalb der Knospe abgeschnitten war, bildete stets neue Tentakel zunächst an der von der Knospe abgewandten Seite; war die Knospe selbst noch in Entwicklung und besaß noch keine Fangarme, so entstanden immer zunächst nur an der unteren Seite Tentakelanlagen, d. h. ebenfalls an der Stelle, an welcher keine Konkurrenz mit anderen Teilen vorliegt, die ihrerseits Regenerations- und Nahrungsstoffe brauchen (Abb. 10). Bei den Ovarien, die schon zu differenziert sind, als daß sie rückgebildet werden können, läßt sich dasselbe beobachten. In der früheren Arbeit habe ich eine solche *Hydra* abgebildet, die auf der einen Seite ein in der Weiterentwicklung begriffenes Ovar trägt, während auf der diesem abgewandten Seite

Fig. 9. Fig. 10.



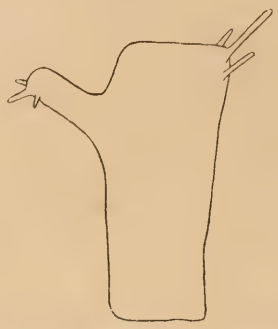


Fig. 9. Kopf von *Hydra fusca* mit zuvielen bei der Regeneration entstandenen Tentakeln, die mit der Verschmelzung beginnen.

Fig. 10. Regenerierender Stumpf von *Hydra fusca* mit wachsender Knospe; an den einander zugewandten Seiten Wachstumshemmung der Tentakeln.

Tentakel hervorzusprießen beginnen. In allen solchen Fällen sind immer die Tentakel am weitesten in der Entwicklung fortgeschritten, welche dem konkurrierenden Teil am weitesten abgewandt sind. Besonders schön läßt sich dies an einem knospenden Tier sehen, wo dann wie in der Figur 10 dem großen Tentakel der Knospe der größte Fangarm des Regenerationsstumpfs gegenübersteht, jeder flankiert von zwei kleineren.

Es sucht demnach, wie es sich aus dem vorhergehenden ergibt, immer zunächst ein jeder Teil unabhängig von dem anderen zu wachsen; die Knospe oder die Geschlechtsorgane wollen sich weiterentwickeln, der verletzte Teil das Verlorengegangene ersetzen. Dieser Kampf reguliert sich indes bald; es tritt eine Harmonie der Teile ein, wobei dann die eine Kraft die andere überwiegt. Und zwar ist dabei eine gewisse Reihenfolge festzustellen, auf die ich schon früher hinwies. Jede Knospe, sei sie auch noch so klein, hat immer den Vorzug vor dem Regenerationsstumpf und wächst

auf seine Kosten, ihn nach und nach ganz in sich aufnehmend. Der abgeschnittene Stumpf dagegen regeneriert und rangiert vor den Geschlechtsorganen, und er braucht sie auf, sofern sie nicht schon zusehr spezialisiert und differenziert sind. Ist dies der Fall, so kann die Rückentwicklung unterbleiben; es zeigt sich dies gut bei den Ovarien, weniger deutlich bei den Hoden, da hier ja eine ganze Zeit lang immer neue Spermien gebildet werden. Diese Neubildung unterbleibt dann bei einsetzender Regeneration, und aus den Hodenresten wird das Material für den Neuaufbau des Tiers gewonnen und direkt oder indirekt für die zu bildenden Teile verbraucht.

Eigenartig ist auch bei solchen Regenerationsprozessen, die viel Nahrungsmaterial zur Verfügung haben, die zu beobachtende Überproduktion von Teilen oder Organen. Sie ist auf dieselben Gründe zurückzuführen wie die vorhergehenden Erscheinungen und zeigt ebenfalls die merkwürdige Tatsache, daß die einzelnen Regionen, zunächst wenigstens, sich unabhängig voneinander entwickeln. An unteren Teilstücken, besonders an solchen mit breiter Schnittfläche, wachsen fast regelmäßig eine sehr große Anzahl von Tentakeln hervor, viel mehr, als ein normales Tier besitzt. Die in Abb. 9 gezeichnete *Hydra* zeigte z. B. zunächst die Zahl von 13 Tentakeln, andere manchmal noch mehr. Eine derartige Überproduktion bleibt jedoch nicht bestehen, es tritt vielmehr stets eine Regulation ein. Im einfachsten Fall geschieht dies derart, daß eine Reduktion der Tentakel eingeleitet wird: verschiedene Fangarme verschmelzen miteinander zu einem einzigen. Die Basen zweier nebeneinander liegenden Tentakeln nähern sich immer mehr und vereinigen sich zuerst unten. Die Verschmelzungsstelle rückt dann immer weiter nach der Spitze zu, so daß sich gegabelte Arme beobachten lassen, bis dann allmählich eine totale Verschmelzung eingetreten ist. Die Textfigur 9 zeigt eine derartige *Hydra*, die am 3. Tag mit der Tentakelbildung begann und am 5. Tag 13 wohlentwickelte, wirr durcheinander liegende Tentakel gebildet hatte, im Begriff, am 7. Tag nach der Operation ihre Arme zu vereinigen. Rechts neben dem senkrecht nach oben gerichteten Tentakel ist ein Paar sichtbar, das mit seinen Basen sich aneinandergelegt hat und dort verschmolzen ist; auf der linken Seite sieht man zwei weitere Paare in verschiedenen weiter fortgeschrittenen Verschmelzungsstadien, während der mittlere, dicke Tentakel das Endprodukt eines solchen Vereinigungsprozesses ist.

Die Regulation kann sich jedoch auch komplizierter gestalten, nämlich derart, daß an diesen für das Tier viel zu vielen Tentakeln sich mehrere Gruppen bilden, die untereinander eine größere Zusammengehörigkeit besitzen als mit anderen. Auf diese Weise entstehen dann zwei oder mehrköpfige Hydren, da innerhalb einer

enger zusammengehörigen Gruppe sich Mundöffnungen bilden. Werden solche mehrköpfige Tiere gefüttert, so kann eine Längsteilung eintreten; d. h. jeder Kopf wird dadurch, daß der Zwischenraum zwischen ihm und dem anderen sich immerwährend vergrößert, mehr und mehr von dem Nachbarn getrennt, so daß nach einiger Zeit nur noch die Stielteile vereinigt sind, ein Zusammenhang, der sich zuletzt auch noch löst. Wird dem Tier dagegen kein Futter gereicht, so finden wir das Gegenteil; die Köpfe nähern sich einander immer mehr und verschmelzen schließlich wiederum zu einer Einheit, wie es auch King bei gepfropften Köpfen von *Hydra viridis* beobachtete; dann wird hier ebenfalls in derselben Weise wie in dem ersten Fall durch Verschmelzung eine Reduktion der Tentakel eingeleitet.

Die in diesem und dem früheren Aufsatz mitgeteilten Beobachtungen lassen sich alle auf ein gemeinsames Prinzip zurückführen. Überall bestimmt das Vorhandensein von Nahrungsmaterial das Wachstum und die Regeneration, die in der Hauptsache ja ebenfalls ein Wachstum ist. Fehlt das Material überhaupt, so kann keine Regeneration eintreten; dies zeigen kurze Stümpfe oder Stücke von unteren Teilen, die, wie ich früher beschrieb, nicht regenerieren, sondern der Auflösung verfallen. Ist jedoch Material vorhanden, so bestrebt sich jedes Teilstück des Tiers zu einem vollständigen Tier wieder zu ergänzen, und zwar kann bei Materialüberfluß die Regeneration dann an vielen Stellen zu gleicher Zeit unabhängig voneinander einsetzen. Erst nach und nach tritt dann eine Regulation ein; der kräftigste Bezirk mit dem energischsten Wachstum vergrößert sich allein; er nimmt, wenn ihm nicht von außen Nahrung zugeführt wird, zunächst alle vorhandenen Nahrungsmaterialien für sich in Anspruch und unterdrückt so die Weiterentwicklung an anderen Stellen. Nach Aufbrauch des Materials greift er dann auch auf die schon ausgebildeten Teile über und schmilzt sie für seinen Bedarf ein, wie eine wachsende Knospe stets den mütterlichen Stumpf zu ihrem Aufbau verbraucht und ein in regenerativem Wachstum befindlicher Stumpf seinerseits die Geschlechtsorgane, sofern sie nicht schon zu weit differenziert sind, daß sie nun die Oberhand bei diesem Materialkampf gewinnen.

Literatur.

Brauer, A. Über die Entwicklung von *Hydra*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 52, 1891.

Frischholz, E. Zur Biologie von *Hydra*. Biolog. Zentralbl. Bd. 29, 1909.

Goetsch, W. Beobachtungen und Versuche an *Hydra*. Biolog. Zentralbl. Bd. 37, 1917.

Hertwig, R. v. Die Knospung u. Geschlechtsentwicklung v. *Hydra fusca*. Biolog. Zentralbl. Bd. 26, 1906.

King, H. D. Further Studies on Regeneration in *Hydra viridis*. Arch. f. Entwickl.-Mech. Bd. 16.

Kleinenberg, N. *Hydra.* Leipzig 1872.
Krapfenbauer. Einwirkung der Existenzbed. auf die Fortpflanzung von *Hydra.* Dissertation München 1908.
Nußbaum, M. Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 29, 1887.
— Zur Knospung u. Hodenbildung bei *Hydra.* Biolog. Zentralbl. Bd. 27, 1907.

Beiträge zur Biologie einiger Ameisenarten.

Von Carl Emmelius.

(Gefallen als Unteroffizier einer Feldbatterie im April 1918 bei Albert (Nordfrankreich).)
Zusammengefaßt und ergänzt von Heinrich Kutter (Zürich).

Die folgenden Ausführungen beziehen sich sämtliche auf Beobachtungen in der freien Natur und Experimente im künstlichen Beobachtungsapparate, welche mein Schulkamerad, Studiengenosse und Freund Carl Emmelius, in seinem Tagebuch vor seiner Einberufung in den Heeresdienst zurückgelassen hat, und das nun im Original vor mir liegt. Es konnte nicht allein nur der Gedanke sein, der mich bewog, diese kurzen Notizen meines Freundes zu veröffentlichen, um seine Beobachtungen und Entdeckungen der Wissenschaft zu retten, sondern auch das Pflichtgefühl des Freundes dem toten Freunde den Lohn für seine eifrigen Forschungen zu erringen. Wer wollte sich auch daran stoßen, daß einmal nicht nur erworbenen Ruhmes, sondern eines wohl noch unbekannten jungen Mannes gedacht wird, dessen wissenschaftliche Tätigkeit durch jahrelanges Kriegshandwerk auf grausame Art lahmgelegt wurde; eine Tätigkeit, die er vor seiner Einberufung in so hoffnungsvoller Weise entfaltet hatte.

Nach der Erwerbung seines Maturitätszeugnisses wurde er im Herbst 1915 zum blutigen Waffendienst für sein Vaterland einberufen. Es wäre unnütz, wollte man alle die Mühsale und Strapazen aufzählen, die er während seiner schwersten Tage der Pflichterfüllung durchkosten mußte — die Worte Somme und Ypern reden für sich selbst. Ende April 1918 erlag er bei Albert in Nordfrankreich einer schweren Granatverletzung, die er während eines Artilleriegefechtes erhalten hatte.

Eigener langer Grenzdienst und Krankheit verhinderten mich leider bis heute diese Arbeit anzugreifen.

Obwohl in den kurzen Aufzeichnungen meines Freundes für die Wissenschaft absolut neue Forschungsresultate nicht zahlreich zu finden sind, so verlieren seine Beobachtungen, die er schriftlich hinterlassen hat, trotzdem nicht an ihrem Wert; sie bestätigen und ergänzen vielmehr, oft aufs trefflichste, schon bekannte Tatsachen und Theorien, und erweisen dadurch ihre volle Berechtigung der Allgemeinheit bekannt gemacht zu werden. Durch Einzelbeobach-

tungen, und wenn sie noch so unscheinbar sind, wird die Wissenschaft oft viel mehr gefördert, als durch gewagte Hypothesen.

Ein großer Teil der Beobachtungen von Emmelius sind schon von verschiedenen Forschern in entsprechendem Zusammenhange verwertet worden. Um jedoch ein möglichst vollständiges Bild der wissenschaftlichen Tätigkeit meines Freundes auf dem Gebiet der Ameisenkunde zu geben, werde ich die schon bekannten Resultate seiner Forschungen hier nochmals kurz erwähnen. Es soll meine Aufgabe sein, soweit dies die kurzen Notizen zulassen, mich möglichst an den Text der Aufzeichnungen zu halten, um dann zu versuchen durch eigene Zusätze und Bemerkungen den Zusammenhang derselben mit andern, schon bekannten Tatsachen klarzulegen.

1. Über Pleometrose und die Überwinterung unbefruchteter Königinnen.

Es kommt nicht selten vor, daß das Ausfliegen der Geschlechtstiere einer Kolonie durch besonders ungünstige Witterungsverhältnisse etc. in dem einen oder andern Jahr ganz oder doch teilweise unterdrückt wird. Die Folge hiervon ist wohl die „Hochzeit zu Hause", die Inzucht. Die Paarung der Geschlechter erfolgt auch oft nahe beim Neste, so daß junge, eben befruchtete Weibchen in ihr Mutternest zurückgelangen können. Dies erklärt zum Teil die große Anzahl entflügelter, d. h. befruchteter Weibchen in ein und demselben Nestverbande. Von Wasmann wurde diese Erscheinung als Pleometrose bezeichnet, worunter also das Vorkommen mehrerer Königinnen dergleichen Art in einem Staate verstanden wird.

In seinem Tagebuche erwähnt nun Emmelius mehrere, von ihm festgestellte, interessante Fälle von Pleometrose bei drei verschiedenen Arten.

a) Pleometrose bei *Formica fusca* L.

Wasmann gibt in seinem Werke „Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg", III. Teil, p. 76 an, daß er in den meisten der zahlreichen *fusca*-Kolonien, welche er untersuchte, durchschnittlich 2—5 befruchtete Weibchen nachweisen konnte. In einem *fusca*-Staate vermochte er sogar 10 Königinnen zu zählen. Emmelius erwähnt unter dem Datum vom 5. August 1912 zwei Nester mit je 7 und eine Kolonie mit sogar 13 Königinnen. Ich selbst fand im September 1918 bei Arosa (Graubünden) eine Menge *fusca*-Kolonien, von denen einige mindestens 100 Weibchen besaßen! Nur in einem der Nester besaß eines dieser Weibchen noch Flügel. Von Männchen ließ sich nichts mehr nachweisen. Erinnert man sich des außerordentlich kühlen und feuchten Sommers 1918, vor allem auch des Monats August, so ist die Erklärung für solch abnorme Verhältnisse nicht schwer zu finden.

b) Pleometrose bei *Formica rufibarbis*.

„Am 3. April 1913 fand ich in Chardonne (am Genfersee) ein *rufibarbis*-Nest mit 6 Königinnen!“

c) Pleometrose bei *Plagiolepis pygmaea*.

„Heute den 10. April fand ich bei Saillon (Wallis) ein *Plagiolepis*-Nest mit 23 Königinnen!“

Dieser letztere Fall ist besonders interessant, da, meines Wissens, bis heute noch nirgends in der Literatur Pleometrose bei unserer winzigen *Plagiolepis pygmaea* erwähnt wurde. Es ist schade, daß Emmelius nur eine so kurze Notiz über diesen Fall zurückgelassen hat.

Es tritt nun aber auch recht häufig der Fall ein, daß nicht sämtliche Weibchen bei Unterbleiben des Hochzeitsfluges im Mutterneste befruchtet werden. Hieraus erklären sich die Funde geflügelter, d. h. unbefruchteter Weibchen unter den Arbeitern zu ganz ungewöhnlichen Jahreszeiten. So erwähnt Emmelius in seinem Tagebuch, daß er am 2. März 1913 in einem *Lasius fuliginosus*-Nest geflügelte Königinnen gefunden habe! Am 30. März desselben Jahres fand er in Chardonne in einem *Lasius umbratus*-Nest ebenfalls „viele geflügelte Weibchen“, dasselbe am 6. April, am gleichen Orte, in einer *Formica fusca*-Kolonie, während die Schwärmezeit dieser 3 Arten zwischen Mai und August fällt.

Interessant ist auch folgende Notiz: „30. Oktober 1912. Heute beobachtete ich noch einen „Hochzeitsflug“ von *Lasius umbratus*. Derselbe bestand nur aus Weibchen. Es war eine ungeheure Menge; der ganze Zeltweg (eine Straße von ca. 700 m Länge) war damit bedeckt.“

Ein ähnlicher Hochzeitsflug, wenn man von einem solchen in unserm Falle überhaupt noch sprechen darf, überraschte mich, anläßlich eines Ausfluges nach den Ruinen der Küssaburg (Baden am Rhein). Dort war nämlich ein Teil des alten Gemäuers ganz übersäht von lauter *Myrmica scabrinodis*-Männchen, ohne daß ein einziges Weibchen unter den Tierchen zu finden war; das ganze stellte vielmehr eine großartige „Junggesellenveranstaltung“ dar.

Aus dem Umstande, daß in einer Kolonie meist in demselben Jahre entweder in großer Überzahl nur Männchen oder nur Weibchen aufgezogen werden, lassen sich auch diese eigenartigen, verspäteten „Hochzeitsflüge“ erklären. Durch ihr Auftreten zu gänzlich ungewohnter Jahreszeit bleiben sie isoliert und „hoffen“ vergeblich auf Schwärme anderer, benachbarter Kolonien.

2. Beiträge zur Frage der Koloniegründung einiger *Formica*-Arten.

Die folgenden wertvollen Funde und Beobachtungen von Emmelius bereichern aufs trefflichste das schon heute stark an-

gewachsene Tatsachenmaterial, welches uns zur Erkenntnis und Lösung des in Frage stehenden Problems zur Verfügung steht; und faktisch ist heute dieses Tatsachenmaterial schon so reichhaltig, daß von einem eigentlichen Probleme nicht mehr gesprochen werden kann, wenigstens in bezug auf die Frage: In welchem Zusammenhange stehen die vielen merkwürdig gemischten Staaten *rufa-fusca* etc. mit der Koloniegründung der einen oder andern Art. Heute ist es eine, den Myrmecologen allgemein bekannte Tatsache, daß die Weibchen unserer gewöhnlichen Arten der *rufa*- und *execta*-Gruppe die Fähigkeit zum allergrößten Teile verloren haben, selbständig, ohne Hilfe von Arbeitern der eigenen oder einer fremden Art, nach der Befruchtung neue Kolonien zu gründen, und daß diese jungen Königinnen zur Erfüllung ihrer größten und wichtigsten Lebensaufgabe sich nicht scheuen, bei Ermangelung von Hilfskorps arteigener Arbeiter ihres Mutternestes oder einer fremden Kolonie, sich in Staaten gänzlich artverschiedener Ameisen, vor allem bei *fusca* und ihren Rassen, einzuschleichen, um deren Völker zur Aufziehung der eigenen Brut zu gewinnen. Es muß nun gänzlich im Interesse der Erreichung der Absicht solch junger Eindringlinge liegen, wenn die von ihnen ausgesuchte, fremde Ameisengemeinschaft weisellos ist, denn dann kommt ihnen der bei Ameisen stets stark entwickelte Instinkt unbedingt eine Königin zu besitzen zu gute. Die Wahrscheinlichkeit in einer solchen weisellosen, artfremden Kolonie an Königinnen Statt adoptiert zu werden, wächst um so mehr u. a. je länger diese Staaten einer Stammutter entbehren mußten, wobei allerdings die Zahl der hinterlassenen Arbeiter etc. noch mit entscheidet. Findet nun solch ein umherstreifendes junges, befruchtetes Weibchen keine weisellose Kolonie, in welche es sich einschleichen könnte, um die Bewohner dieses mutterlosen Nestes für seine eigenen Zwecke auszunützen, so versucht es vielfach ihre Nebenbuhlerin, die Königin des von ihr auserwählten Volkes zu töten, um so das größte Hindernis auf dem gefahrvollen Wege zur Adoption hinweg zu räumen.

In seinen Exkursionsberichten beschreibt nun Emmelius verschiedene Beobachtungen, welche auf die eben kurz skizierten Lebensgewohnheiten zurückzuführen sind. Schon 1910 kann Brun in seiner Arbeit: Weitere Beiträge zur Frage der Koloniegründung bei den Ameisen [Biologisches Zentralblatt Bd. 32, Nr. 3, p. 178] eine Beobachtung meines Freundes mitteilen, welche ich nun in den Originalaufzeichnungen vor mir habe. Es sei mir gestattet, dieselben hier wiederzugeben:

„Etwa 500 m von der Kittenmühle, einem Restaurant im Erlenbachertobel bei Zürich, sah ich Sonntag, den 26. Juni um 5 Uhr bei schönem Wetter an einem bemoosten Straßenbord eine

Formica pratensis-Königin. Sie rannte sehr aufgeregt auf dem Moose hin und her, ohne scheinbar ein bestimmtes Ziel zu verfolgen. Als ich näher hinsah, gewahrte ich 4 *fusca*-Arbeiter, welche das Weibchen immer von hinten attackierten. Dieses drehte sich jedoch stets schnell herum und jagte die Arbeiterinnen fort. Ich suchte nach dem *fusca*-Nest und fand es auch unter dem Moos versteckt. Die *fusca* stürzten heraus. Es mochten ca. 100 Stück sein. Sie waren alle sehr erregt und liefen in allen Richtungen davon. Das Nest war ungefähr 2 m von dem *pratensis*-Weibchen entfernt. Im *fusca*-Neste ließ sich keine Königin finden; ich habe das ganze Nest mit dem Messer ausgekratzt "

Das *pratensis*-Weibchen strich offenbar absichtlich in der Nähe der *fusca*-Kolonie herum, um durch allmähliche Annäherung vorerst die fremden Arbeiter mit sich vertraut zu machen und dann schließlich als Nestmutter aufgenommen zu werden.

Ferner erwähnt Emmelius eine *execta-fusca*- und eine *rufa-fusca*-Kolonie 1. Stadiums (d. h. eine *fusca*-Kolonie, mit eventuell noch eigener Brut und einer erst kürzlich frisch adoptierten *rufa*-Königin), zwei Kolonien, die er am 10. Juli 1912 bei Näfels im Kanton Glarus gefunden hatte.

Hier wäre auch ein *pratensis-rufibarbis*-Nest zu erwähnen, welches wir auf einem gemeinsamen Ausflug auf die Lägern bei Baden am 21. Mai 1914 an dem Bord eines steinigen Feldweges entdeckten.

Am weitaus interessantesten in dieser Beziehung ist wohl die folgende Bemerkung, welche Emmelius am 26. Juli 1914, während seines Sommeraufenthaltes in Sils (Engadin) niedergeschrieben hatte:

„Heute fing ich in Sils in einem *fusca*-Neste eine *rufa* und eine *fusca*-Königin zusammen. Es war noch keine *rufa*-Brut vorhanden, und ich glaube, daß das *rufa*-Weibchen erst seit einigen Tagen bei den *fusca* war."

Es ist äußerst schade, daß von diesem Funde keine weitere schriftliche Hinterlassung zu finden ist. Bis jetzt ist nur Wasmann's[1]) viel zitierte Beobachtung bekannt, daß nämlich die junge *rufa*-Königin eigenmächtig die Stammutter einer *fusca*-Kolonie tötet, um selbst an deren Stelle zu treten. Wasmann, welcher dies zwar im künstlichen Beobachtungsapparate verfolgen konnte, sieht wohl mit Recht den Grund des positiven Ergebnisses seines Versuchs darin, daß die betreffende junge *rufa*-Königin draußen, in freier Natur, bei ihrem Versuche in jenes *fusca*-Nest einzudringen in flagranti abgefangen wurde. Der Versuch im Beobachtungsneste war somit eigentlich nur die Fortsetzung eines und des-

1) Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmecophilie bei den Ameisen. Biol. Zentralblatt Bd. 29, 1909, p. 663 u. 683 ff.

selben Vorganges. Noch nie war es, trotz der sorgfältigsten Versuchsanordnungen bisher gelungen den Versuch von Anfang an künstlich soweit durchzuführen, wie ihn Wasmann beschrieb! Stets wurden die *rufa*-Weibchen von den *fusca*-Arbeitern á froid getötet, bevor die ersteren nur ernstlich versuchen konnten ihre Rivalinnen aus dem Wege zu schaffen. Nur einmal war es mir gelungen *fusca*- und *pratensis*-Weibchen in ein und derselben *fusca*-Kolonie friedlich beieinander zu halten[2]). Es wäre deshalb von großem Werte gewesen, wenn Emmelius seinen Fund weiter verfolgt und beschrieben hätte. Sicherlich ist es doch sehr interessant, daß ein *rufa*-Weibchen, nach Wasmann's Feststellung, plötzlich die Eigenschaft zeigt in vollkommenster und raffiniertester Weise ihre Rivalin durch Enthauptung umzubringen, und daß damit ein ganz eigentümliches, unnatürliches Verhalten des Opfers, in unserm Falle also der *fusca*-Königin, parallel geht.

3. Folgen von Pseudogynenzucht.

In einer kleinen Arbeit: Beiträge zur Ameisenbiologie (Biol. Zentralbl. 1918, Bd. 38, Nr. 3, p. 110ff.) beschrieb ich die Schicksale einer großen *rufa*-Kolonie, welche plötzlich eine riesige Menge von Mesopseudogynen, jenen krüppelhaften Mittelformen zwischen Weibchen und Arbeiter, aufwies. Ich sehe ein, daß ich damals bei dem Versuch diese unerwartet schnell auftretende Massenpseudogynenerzeugung zu erklären die zahlreichen Beobachtungen Wasmann's[3]) diesbezüglich zu wenig berücksichtigt hatte, und aus diesem Grunde die Lösung des Problems in gewissen Beziehungen zu weit suchte.

Es ist mir wertvoll, daß Emmelius nun in seinem Tagebuch ebenfalls auf jene Kolonie zu sprechen kommt. Nach der Bestätigung meiner eigenen Beobachtungen beschreibt er noch u. a. eine Exkursion zu diesem verseuchten Neste, an welcher ich ihn nicht begleitete, und deren Ergebnis ich erst heute erfahre. Es heißt da:

„13. September 1913. Heute untersuchte ich noch einmal die Pseudogynennester. Trotz genauer Durchsuchung konnte ich keine Ameisengäste finden; ich sah aber große Mengen Schimmel in dem Haufen, es waren manchmal ganze Schichten verschimmelt. Vielleicht ist während des nassen Sommers den Ameisen ein Teil ihrer Brut verschimmelt."

Diese bösartige Verschimmelung wird jedoch wohl eine sekundäre Erscheinung sein, verursacht durch das Massenauftreten von

2) Siehe hierzu meine Versuche in Myrmecologische Beobachtungen Biol. Zentralblatt Bd. 37, Nr. 9, p. 429 ff.

3) Siehe vor allem in Wasmann's prächtiger Arbeit: Neue Beiträge zur Biologie von *Lomechusa* und *Atemeles*. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. CXIV, H. 2, p. 233ff., 1915.

Pseudogynen, welche sich ja entweder gar nicht oder doch nur sehr wenig an den häuslichen Geschäften beteiligen, so daß auch auf diese Weise, ganz mechanisch, eine große Vernachlässigung des ganzen Haushaltbetriebes eintreten mußte; eine Vernachlässigung, welche dem Umsichgreifen des Schimmels nur Vorschub leisten konnte.

4. Exécutions à froid.

„Seit $2^1/_2$ Wochen halte ich 9 *Formica sanguinea*-Arbeiter ohne Königin allein. Am 26. Mai 1912 setzte ich zu denselben nachmittags 3 Uhr ein *rufa*-Weibchen direkt aus seinem Nestverbande. Es wurde gar nicht beachtet. Ich setzte zu den *sanguinea* noch 30 weitere Arbeiter mit zwei *fusca*-Sklaven. Die *rufa*-Königin wurde auch jetzt nicht beachtet. $^1/_4$10 Uhr wurde sie von einem großen *sanguinea*-Arbeiter flüchtig gefüttert und an den Kiefern umhergezogen und schließlich von einer andern *sanguinea* an den Fühlern in einen Haufen ihrer Genossinnen geschleppt. Diese, sowie die *fusca* beachteten die *rufa* jedoch immer noch nicht.

NB. Die *sanguinea*-Arbeiter hatten vor 3 Wochen über 150 *rufa*-Arbeiter und 6 ihrer Weibchen getötet.

27. Mai 8 Uhr. Die Königin spaziert im Neste umher; wird nicht angefeindet. Ich habe ein *rufa*-Weibchen aus ihrer Puppenhülle gezogen und sie gestern den *sanguinea* gegeben. Dieselbe wurde gestern nicht beachtet, heute wird sie eifrig beleckt. Die Puppe war schon lange bei den *sanguinea*. 8^{20} Uhr. Die 1. Königin wird vom gleichen Arbeiter (erkenntlich an seinem hellen Thorax), der sie gestern an den Fühlern gezogen, am Bein gepackt, jedoch bald wieder losgelassen. Das *rufa*-Weibchen verhält sich passiv. $^1/_2$10 Uhr. Die *rufa*-Königin wird von einer *sanguinea* anderthalb Minuten lang gefüttert. Darauf von dem hellen Arbeiter am Petiolus gepackt, gleich darauf aber wieder losgelassen. Noch ein anderer Arbeiter packt sie 5 Minuten lang am Fühler, ein vierter beleckt sie. Ein fünfter pakt sie wiederum am Bein etc.

28. Mai. Das *rufa*-Weibchen ist ziemlich matt und bewegt sich nur ganz wenig. Die Arbeiter beachten sie nicht.

29. Mai. Die Königin ist tot, jedoch unverletzt."

Emmelius beschreibt hier ein weiteres Beispiel jener bekannten „exécutions à froid", d. h. Tötung eines Individuums durch fortwährende Schikaniereien und kaltblütige Mißhandlungen ohne Anwendung von Gift. Jedes Tier liefert seinen Beitrag, gewissermaßen beim Vorbeigehen, durch irgendeinen Rupf an den Fühlern oder einen Zwack in Rücken und Beine, während andere durch Belecken ihren Pflegedrang zu befriedigen suchen.

5. *Messor barbarus r. structor* Latr.

„Seit dem 9. März habe ich *Messor structor* (aus Gandria am Luganersee) im Torfapparate. Die großen Arbeiter werden von

den kleinen immer beleckt, überhaupt reingehalten. Dann sah ich auch, daß sie den Torf, bevor sie ihn wegtragen, mit dem vorgebogenen Hinterleib festdrücken, um möglichst viel mitnehmen zu können. Neben den sonderbaren Stellungen, die meine *Messor* bei allen möglichen Verrichtungen einnehmen, ist wohl diejenige die lustigste, wenn sie ihre Hinter- und Mittelbeine putzen. Sie legen sich nämlich auf den Rücken und putzen so. Zu große Hanfkörner werden nicht mit den Mandibeln gefaßt, sondern mit dem großen Kopfe gerollt."

Meines Wissens wurden diese eigenartigen Gewohnheiten der Ernteameise bis heute noch nirgends beschrieben.

6. *Myrmica rubida* Latr.

Daß Tiere aus verschiedenen Kolonien dieser Art sich meist sehr schnell befreunden, ein Verhalten, das sonst bei Ameisen nicht häufig zu konstatieren ist, bestätigt eine kleine Notiz vom 23. Juni 1912:

„Ich setzte *Myrmica rubida* aus verschiedenen Kolonien mit 3 Königinnen zusammen. Die Ameisen vertragen sich im allgemeinen gut, die Weibchen werden jedoch oft angefeindet."

Ein solches Verhalten ist um so auffallender, da ja diese Art sonst keineswegs gutmütig genannt werden kann, wie *Ponera*, *Myrmecina*, *Leptothorax* etc., sondern, wenn gereizt zu den gefährlichsten der europäischen Ameisen zählt. Forel[4]) bezeichnet sie als: la plus redoutable des fourmis d'Europe.

Übrigens zeigt *Myrmica rubida* offenbar ein solch „unameisisches" Betragen sogar oft Tieren anderer *Myrmica*-Arten gegenüber, welche als Larven oder Puppen auf einem „Kriegsentschädigungsraubzug" nach der Schlacht von den siegreichen *rubida* geraubt und heimgetragen wurden, und welche im feindlichen Neste vergeblich auf ihre Ermordung „warteten", so daß sie sich fertig entwickeln und ausschlüpfen konnten[5]).

7. *Harpagoxenus sublaevis* Nyl.

Auf unserer Reise Ende Juli 1914 durch Norditalien war es stets der stille Wunsch von Prof. Forel und mir gewesen, doch endlich auch dieses so interessante Tierchen, wie den räuberischen *Harpagoxenus* zu finden, vor allem da derselbe bis zu jener Zeit weder in der Schweiz, noch in Italien gefunden worden war, und doch absolut vorhanden sein mußte. Es half alles Sehnen nichts, und wir mußten unsere Hoffnung zu Grabe tragen, als uns plötz-

4) Fourmis de la Suisse p. 379.

5) Siehe hierzu E. u. R. Brun, Beobachtungen im Kemptthaler Ameisengebiete. Biol Zentralbl. Bd. 33, Nr. 1, p. 28—29, 1913.

lich Emmelius die freudige Mitteilung machte, unser Wunsch sei doch in Erfüllung gegangen; er selbst habe das Tierchen zum ersten Male für die Schweiz in Sils im Engadin, auf dem Landrücken zwischen Silser See und Fex-tobel aufgestöbert. Was seit langem erwartet war, war endlich eingetreten, und wir dürfen wieder ein durch seine Lebensweise im höchsten Grade interessantes und bewunderungswürdiges Tierchen zu den Schweizer Ameisen zählen. So hat sich sein Verbreitungsgebiet vom hohen Norden Europas über Dresden, Erzgebirge, Böhmerwald und Kärnten bis in die hohen Gebirgstäler der Schweiz erweitert.

Dies was der letzte Dienst, welchen Emmelius seiner Lieblingswissenschaft, der Ameisenkunde, erweisen konnte. Im Jahre darauf wurde er in den grausamen Waffendienst einberufen, von dem er nicht mehr zurückkehren sollte. Mit ihm ging wieder einer jener Hunderttausende verloren, welche einst berufen sein sollten, jeder auf seinem Gebiete, sein Ganzes herzugeben zum weitern Ausbau menschlichen Wissens, menschlichen Könnens, und zum Aufbau einer neuen Menschengemeinschaft, die wir Übriggebliebenen so sehr suchen und so schwer uns erringen müssen.

Über das Definieren der systematischen Gruppen.

Von Dr. Franz Poche, Wien.

Wohl viele Autoren haben sich bei der Aufstellung von Definitionen von Einheiten des Systems, zumal wenn es sich um supergenerische und umfangreiche Gruppen handelte, schon der Schwierigkeit gegenüber gesehen, daß Merkmale, die für eine Gruppe in hohem Maße charakteristisch sind und oft eine hervorragende Rolle bei ihrer Abgrenzung gegenüber den nächstverwandten Gruppen spielen, jeweils nicht allen ihren Angehörigen zukommen. Und dazu stellen diejenigen Merkmale, die wirklich allen Formen einer Einheit gemeinsam sind, sehr oft keine durchgreifenden Unterschiede gegenüber verwandten Gruppen dar, so daß gar manche Einheit überhaupt keinen Charakter besitzt, der allen ihren Angehörigen zukommt und zugleich einen durchgreifenden Unterschied gegenüber den verwandten Gruppen bildet.

Je nach ihrer individuellen Veranlagung und — aber in viel geringerem Grade — je nach der speziellen Lage des Falles haben die einzelnen Autoren sich jener Schwierigkeit gegenüber sehr verschieden verhalten.

1. Sehr oft wird ein Merkmal, das zwar den meisten, aber, wie auch dem betreffenden Autor sehr wohl bekannt ist [denn von den prinzipiell durchaus verschiedenen Fällen, wo dies ihm nicht bekannt war oder von ihm einfach übersehen wurde, sehe ich hier

natürlich ganz ab], nicht allen Mitgliedern einer Gruppe zukommt, in der Definition dieser doch ohne jede Einschränkung oder sonstige Bemerkung angeführt. Dies geschieht insbesondere, aber bei weitem nicht ausschließlich, in Lehrbüchern, und auch in den neuesten und besten von diesen, die wir überhaupt besitzen. — Dieses Verfahren hat den großen Nachteil, der seine Anwendung meiner Ansicht nach von vornherein durchaus verbietet, daß die betreffenden Angaben in ihrer Allgemeinheit direkt unrichtig sind. Demgegenüber kann der dadurch erzielte Vorteil der Kürze und der scharfen Hervorhebung der typischen und daher wichtigsten Verhältnisse, der offenbar der leitende Gedanke der betreffenden Autoren ist (soweit sie nicht etwa einfach aus Bequemlichkeit so gehandelt oder blindlings aus einer andern Arbeit abgeschrieben haben), vom wissenschaftlichen Standpunkt aus gar nicht in die Wagschale fallen. Jene Unrichtigkeit wird als solche natürlich auch nicht dadurch aufgehoben, wenn im sonstigen Texte darauf hingewiesen wird, daß manche Formen der gegebenen Definition in dieser oder jener Hinsicht nicht entsprechen. Und wenn ein Autor etwa ausdrücklich sagen wollte, daß seine Definitionen nur darauf Anspruch machen, die für die einzelnen Gruppen typischen Verhältnisse anzugeben, so hätte dies wieder den großen Nachteil, daß man dann im Einzelfalle aus ihnen nie entnehmen könnte, ob ein bestimmter Charakter allen Angehörigen einer Einheit zukommt oder nicht.

2. In sehr vielen anderen Fällen wird ein Charakter, der nicht allen Formen einer Einheit zukommt, in der Definition dieser mit dem Zusatze »fast stets«, »meist«, »in der Regel«, »gewöhnlich« u. s. w. angeführt. — Dieses Verfahren ist dem soeben besprochenen bei weitem vorzuziehen. Denn es vermeidet vor allem die Unrichtigkeit, an der das letztere leidet, während es in Bezug auf Kürze und Hervorhebung des Typischen wohl auch kaum etwas zu wünschen übrig läßt. Andererseits haften aber auch ihm große Nachteile an. Denn erstens soll eine Definition bekanntlich doch den Inhalt eines Begriffes angeben; und dieser Inhalt kann selbstverständlich nie Merkmale enthalten, die einem Teile der in den Umfang des Begriffes fallenden Dinge nicht zukommen — abgesehen natürlich von den einzelnen Gliedern von Paaren oder Reihen disjunktiv angeführter Charaktere (. . . . oder . . . . oder . . . .) —, da letzteres ja eben der schlagendste Beweis dafür ist, daß die gedachten Merkmale nicht zum Inhalt desselben gehören. Zweitens sind alle mit jenen Zusätzen angeführten Charaktere bei der Klassifizierung einer gegebenen Form an der Hand solcher Definitionen so gut wie unverwendbar, da man es einem Tier natürlich nicht ansehen kann, ob die Gruppe, zu der es gehört, ein Merkmal »meist« besitzt, oder nicht. Und dadurch wird es drittens angesichts des

am Ende des ersten Absatzes angeführten Sachverhaltes nicht selten überhaupt unmöglich, Einheiten vermittelst solcher Definitionen durchgreifend gegeneinander abzugrenzen.

3. Einzelne Autoren, insbesondere nach möglichster formaler Exaktheit strebende Systematiker, haben offenbar diesen letzteren Übelstand besonders lebhaft empfunden und vertreten den Standpunkt, daß man nur solche Gruppen unterscheiden dürfe, die durch eine Definition von allen andern abgegrenzt werden können. So sagt Ridgway (1901, p. VIII): Auf Grund der Descendenztheorie gibt es in der Kette der existierenden Tierformen keine Lücken außer denen, die durch das Aussterben intermediärer Typen verursacht sind; „daher kann es keine solche Gruppe wie eine Familie oder Gattung (noch irgend eine andere was das betrifft) geben wenn sie nicht von andern Gruppen durch die Existenz einer solchen Lücke abgetrennt ist; weil, wenn nicht so isoliert sie nicht definiert werden kann, und daher keine Existenz in der Wirklichkeit hat . . . . Kurzum, keine Gruppe, ob von generischem, Familien- oder höherem Range, kann giltig sein außer sie kann durch Charaktere definiert werden, die genügen sie von jeder andern zu unterscheiden.“ — Das die gedachten Autoren leitende Streben nach Exaktheit ist sehr anerkennenswert; und auch darin hat Ridgway durchaus Recht, daß eine systematische Einheit nur dann unterschieden werden darf, wenn sie von jeder andern durch eine Lücke getrennt ist. In dem Vorhandensein einer solchen Lücke selbst liegt aber auch das in formaler Hinsicht (also abgesehen von der jeweiligen fachwissenschaftlichen Prüfung des Wertes der trennenden Charaktere) maßgebende Kriterium dafür, ob die Unterscheidung einer Gruppe berechtigt ist oder nicht, und nicht etwa, wie Ridgway anscheinend meint, darin, ob wir imstande sind, sie durch eine Definition von allen andern Gruppen zu unterscheiden. Gewiß ist es sehr wünschenswert und soll den Gegenstand ernstlichen Strebens bilden, für jede unterschiedene Gruppe eine solche Definition zu geben, und wird dies bei wirklich natürlichen Gruppen mit Hilfe des weiter unten vorgeschlagenen Verfahrens auch in allen Fällen möglich sein. Sollte es aber auch in diesem oder jenem Falle nicht gelingen, so dürfte uns das nicht im geringsten daran hindern, eine Einheit, die wir als natürlich erkannt haben, auch tatsächlich aufzustellen — ein Standpunkt, den schon Odhner ausdrücklich vertreten hat (s. unten sub 4). (Ein solcher Fall wäre noch am ehesten möglich bei einer Gruppe, welche neben andern auch z. B. durch Parasitismus hochgradig veränderte Formen enthält, deren Zugehörigkeit zu ihr durch das Vorhandensein von Übergangsformen ganz zweifellos ist, die aber die speziellen, die typischen Mitglieder der Gruppe von denen der verwandten Einheiten unterscheidenden Merkmale nicht aufweisen,

oder bei einer sehr formenreichen Gruppe, die sowohl ursprüngliche als [und vielleicht sogar nach verschiedenen Richtungen hin] viel höher entwickelte und dazu eventuell noch stark rückgebildete Formen umfaßt und deren Natürlichkeit ebenfalls durch die Existenz von Übergangsgliedern bewiesen wird, die aber außer den ihr mit den verwandten Gruppen gemeinsamen keine Charaktere besitzt, die gleichzeitig allen ihren Mitgliedern zukommen.)

4. In direktem Gegensatz zu der oben besprochenen Ansicht Ridgway's sagt Odhner (1911a, p. 107): „Es ist ein großer Irrtum, zu glauben, wenn es sich um höhere systematische Gruppen handelt, daß die Schwierigkeit oder Unmöglichkeit, eine präzise Diagnose zu geben, ein Kriterium der mangelnden Natürlichkeit der betreffenden Gruppe sein muß. Würde man im vorliegenden Falle *Proctoeces* und *Tergestia* in der Familiendiagnose mit berücksichtigen, so würde wahrhaftig nicht viel Gemeinsames übrig bleiben." Andererseits sagt er aber unmittelbar vorher auch selbst: Die Beziehungen der Gattung *Proctoeces* „zu den Steringophoriden sind so völlig über jeden Zweifel erhoben, daß sie von diesem Gesichtspunkt aus sehr wohl in die Familie eingereiht werden könnte. Wenn man sie aber statt dessen als ein aberrantes Genus der Familie am Ende anhängt, gewinnt man dadurch, wie in andern ähnlichen Fällen, den großen Vorteil, daß man sie in der Familiendiagnose nicht zu berücksichtigen braucht und diese deshalb klarer und schärfer abfassen kann." Und ebenso sagt er 1911b, p. 526, nachdem er die Hauptcharaktere der *Hemiuridae* angeführt hat: „Daß fast von allen diesen Merkmalen hier und da Ausnahmen vorhanden sind, die das Aufstellen einer präzisen Diagnose schwierig machen, hat meiner Ansicht nach nichts zu bedeuten und kann in einer großen Gruppe kaum anders sein, da ja jedes Organ a priori ebensowohl wie das andre Veränderungen unterliegen kann. Die Diagnose muß sich deshalb auf das, was die Regel ist, beziehen, und die Ausnahmen können ihr dann in Noten angehängt werden." Letzteres tut Odhner auch tatsächlich vielfach in den von ihm gegebenen Definitionen (1911a, p. 97f.; 1911b, p. 527 u. s. w.), indem er, wie es auch Ridgway bisweilen tut (siehe z. B. 1901, p. 12), bei der Anführung des betreffenden Charakters in einer Fußnote oder auch im laufenden Text der Definition selbst diejenigen Formen, denen jener nicht zukommt, als solche nennt. Daneben führt er aber auch einzelne Merkmale als »in der Regel« u. s. w. vorhanden an (s. 1911b, p. 527f.; 1911c., p. 22f. u. s. w.). — Dem am Anfang dieses Absatzes angeführten prinzipiellen Standpunkt Odhner's stimme ich durchaus bei, wie schon aus dem sub 3 Gesagten erhellt. Auch das von ihm bevorzugte Verfahren, bei nicht allgemein gültigen Charakteren die Ausnahmen einzeln anzuführen, ist meiner Meinung nach das Beste bis dahin von irgend einem Autor angewen-

dete. Es hat jedoch mit dem sub 2 Besprochenen immer noch den einen Nachteil gemein, daß dabei — ganz abgesehen natürlich von etwaigen disjunktiv angeführten Charakteren — in die Definition der betreffenden Gruppe Merkmale aufgenommen werden, die einem Teil ihrer Angehörigen nicht zukommen und daher nicht zum Inhalt des betreffenden Begriffes gehören können. Überdies würden die Definitionen durch dieses Verfahren bei umfangreichen Gruppen oft sehr schleppend und unübersichtlich werden. So ist es gewiß für die Turbellaren, zum Teil speziell gegenüber den nächstverwandten koordinierten Gruppen der Trematoden, bezw. Cestoden in hohem Maße charakteristisch, daß sie am ganzen Körper von der Epidermis bekleidet sind, daß sie wenigstens auf dem größeren Teil desselben Wimpern tragen, daß sie stäbchenförmige Körper erzeugen, daß ihre Körperbedeckung keine „chitinigen" Anhänge aufweist, daß sie einen Mitteldarm besitzen, daß sie hermaphroditisch sind und daß sie sich ohne Generationswechsel fortpflanzen. Wenn man aber alle jene Arten oder Gruppen, die einzelne dieser Charaktere nicht besitzen, in der Definition der Turbellaren jeweils einzeln als Ausnahmen anführen muß, so wird diese recht schleppend werden und an Übersichtlichkeit sehr verlieren. Und außerdem ist es oft überhaupt nicht möglich, jeweils alle Ausnahmen von den in der Definition angeführten Charakteren einzeln aufzuführen, weil oft bei einer ganzen Anzahl von Formen über das bezügliche Verhalten nichts bekannt ist.

Alle die vorstehend angeführten Nachteile vermeidet das von mir im Nachfolgenden dargelegte (und ähnlich auch schon 1915, p. 15 angewandte) Verfahren.

Dieses besteht darin, daß ich eine Einheit gegebenen Falles definiere als diese und diese Merkmale besitzend (wobei ich zuerst die allen ihren Angehörigen zukommenden anführe und dann die zwar nicht allen diesen zukommenden, aber für die Einheit in hohem Maße charakteristischen) *oder* alle die genannten Merkmale bis auf höchstens n der n' letztangeführten derselben [bezw. bis auf höchstens die n' letztangeführten derselben] besitzend. Die nicht allen Formen der Gruppe zukommenden Merkmale führe ich dabei deshalb jeweils zuletzt an, damit die Definition durch die Angabe jener Zahl n' ersichtlich macht, welche Charaktere allen Angehörigen der Einheit zukommen und welche nicht. (S. das untenstehende Beispiel.)

Durch dieses Verfahren wird vermieden, daß die Definition unzutreffende Verallgemeinerungen und somit unrichtige Angaben enthält, daß sie — abgesehen natürlich von disjunktiv angeführten solchen Merkmale enthält, die einem Teile der unter ihr begriffenen Gruppe nicht zukommen, und daß sämtliche n'

nicht als allgemeingültig angeführten Charaktere bei der Klassifizierung einer gegebenen Form an der Hand der Definition so gut wie unverwendbar sind, indem bei einer der betreffenden Gruppe zugehörigen Form höchstens n derselben fehlen können, während wenigstens $n'—n$ derselben ihr zukommen müssen. Ebenso wird durch jenes Verfahren vermieden, daß es nicht selten überhaupt unmöglich wird, Einheiten vermittelst der für sie gegebenen Definitionen durchgreifend gegeneinander abzugrenzen, oder daß andererseits natürliche Gruppen nicht unterschieden werden, weil man nicht imstande ist, sie vermittelst Definitionen durchgreifend gegeneinander abzugrenzen, oder daß die Definitionen bei umfangreichen Gruppen durch die einzelne Anführung aller Ausnahmen oft sehr schleppend und unübersichtlich werden.

Überdies hat das in Rede stehende Verfahren den Vorteil, daß es scharf zum Ausdruck bringt, daß für die Unterscheidung und Abgrenzung von Gruppen im natürlichen System durchaus nicht immer nur ein oder einige durchgreifende Merkmale maßgebend sind, wie es bei künstlichen Systemen der Fall ist, sondern oft vielmehr ein ganzer Komplex von Charakteren, von denen bei einer gegebenen Form jeweils einer oder mehrere fehlen können, wie es sich aus der im natürlichen System gebotenen Berücksichtigung der Gesamtorganisation der zu klassifizierenden Tiere geradezu mit Notwendigkeit ergibt.

Da bei dem besprochenen Verfahren die allen Formen einer Gruppe zukommenden Charaktere jeweils gesondert von jenen angeführt werden, bei denen dies nicht der Fall ist, so kann es dabei natürlich sehr wohl vorkommen, daß über dasselbe Organisationsverhältnis an 2 verschiedenen Stellen der Definition etwas ausgesagt wird, nämlich bei den allgemeingiltigen und bei den nicht allgemeingiltigen Charakteren. Und zwar wird dieser Fall dann eintreten, wenn sich über ein Organisationsverhältnis einer Gruppe eine weniger weitgehende, aber ausnahmslos zutreffende, und eine weitergehende für die meisten, aber nicht für alle Angehörigen dieser geltende Angabe machen läßt und es wünschenswert erscheint, sowohl erstere wie letztere in die Definition aufzunehmen. So ist es ein durchgreifendes und sie von allen andern Platoden unterscheidendes Merkmal der Turbellaren, daß wenigstens der größte Teil des Körpers von der Epidermis bekleidet ist, während das Vorhandensein derselben am ganzen Körper für diese Gruppe zwar sehr charakteristisch ist, aber nicht ausnahmslos allen ihren Angehörigen zukommt (s. Plehn, 1896, p. 141 f.). Ich halte es daher für angezeigt, in der Definition der Turbellaren (s. unten) sowohl dieses wie jenes Organisationsverhältnis an der entsprechenden Stelle anzuführen.

Um eine praktische Illustration für das Gesagte zu geben, definiere ich beispielsweise die Turbellaren als *Platodes*, die unsegmentiert und zeitlebens wenigstens am größten Teil des Körpers von der Epidermis bekleidet sind, deren Parenchym keine „Cuticula" abscheidet und keine „Subcuticularzellen" enthält, die wenigstens in der Jugend einen Mund, aber nie einen gegabelten Mitteldarm noch einen Laurer'schen Kanal besitzen, deren Jugendformen keine Embryonalhäckchen tragen, die nie stark voneinander abweichende Generationen und nie Heterogonie aufweisen, am ganzen Körper von der Epidermis bekleidet und wenigstens auf dem größeren Teile desselben bewimpert sind, mit stäbchenförmigen Körpern, ohne „chitinige" Anhänge der Körperbedeckung, mit einem Mitteldarm, hermaphroditisch und sich ohne Generationswechsel fortpflanzend, *oder* mit allen diesen Charakteren bis auf höchstens 3 der 7 letztangeführten.

Ferner möchte ich — ganz unabhängig von dem vorhergehenden — bei dieser Gelegenheit auch darauf hinweisen, daß man in der Definition von Gruppen, bei denen ein Generationswechsel vorkommt, entweder die Charaktere sämtlicher Generationen (gemeinsam oder gesondert) berücksichtigen oder ausdrücklich angeben muß, für welche von diesen die angeführten Merkmale Geltung beanspruchen. Denn da ja eine Einheit als solche und nicht etwa nur eine bestimmte Generation derselben definiert wird und jene aus der Gesamtheit der Zeugungskreise ihrer Angehörigen besteht, so beansprucht ohne eine solche Angabe die Definition wenigstens dem Wortlaute nach für sämtliche Generationen dieser letzteren Gültigkeit und ist daher, wenn in ihr nicht die Charaktere aller dieser Generationen berücksichtigt sind, zu eng, indem sie für einen Teil derselben dann nicht zutrifft.

Literatur.

Odhner, T. (1911 a), Zum natürlichen System der digenen Trematoden. III. (Ein weiterer Fall von sekundärem Anus.) (Zool. Anz. 38, p. 97—117.)

— (1911 b), Zum natürlichen System der digenen Trematoden IV. (Zool. Anz. 38, p. 513—531.)

— (1911 c), Nordostafrikanische Trematoden, größtenteils vom Weißen Nil (von der schwedischen zoologischen Expedition gesammelt). (In: Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile 1901 under the Direction of L. A. Jägerskiöld, T. IV.)

Plehn, M. (1896), Neue Polycladen, gesammelt von Herrn Kapitän Chierchia bei der Erdumschiffung der Korvette Vettor Pisani, von Herrn Prof. Dr. Kükenthal im nördlichen Eismeer und von Herrn Prof. Dr. Semon in Java. (Jen. Zeitschr. Natwiss. 30, p. 137—176, tab. VIII—XIII.)

Poche, F. (1915), Über das System der Anthozoa und einige allgemeine Fragen der zoologischen Systematik. (Zool. Anz. 46, p. 6—16, 33—43.)

Ridgway, R. (1901), The Birds of North and Middle America: A descriptive Catalogue of the Higher Groups, Genera, Species, and Subspecies of Birds known to occur in North America, from the Arctic Lands to the Isthmus of Panama, the West Indies and other Islands of the Caribbean Sea, and the Galapagos Archipelago, 1. (Bull. United States Nat. Mus., Nr. 50, [1].)

Die Rolle der Ausgleichsprinzipe in der Theorie des Lebens.

Von Mr Ph. Hermann Latzin, Wien (Atzgersdorf).

Vor Beginn der wissenschaftlichen Forschung wurde gemeiniglich alles in Bewegung Befindliche als lebend aufgefaßt, bis sich langsam, ohne dem naiven Beobachter recht bewußt zu werden, die Unterschiede beider Tatsachen aufdrängten. Zuerst mehr instinktiv gefühlt, wurden diese Verschiedenheiten im Verlaufe der geistigen Entwicklung einer begrifflichen Fassung unterworfen. So wurde allmählich eine Summe von Erkenntnissen über das Leben angehäuft, die zwar ohne Zusammenhang und Erklärung dastanden, aber doch zur genauen Abgrenzung des Gebietes „lebend — tot" gute Dienste leisteten. Diese Begriffe wurden durch die neuere philosophische Durcharbeitung des biologischen Tatsachenmaterials scharf präzisiert, und durch die bekannte Lebensdefinition W. Roux' zu möglichster Vollendung gebracht. Er unterscheidet 9 Selbsttätigkeiten, die durch die 10., die Selbstregulation, zusammengehalten werden. Diese 9 Autergasien sind: 1. Selbstaufnahme von Fremdstoffen, 2. Selbstassimilation, 3. Selbstdissimilation, 4. Selbstausscheidung, 5. Selbstersatz, 6. Selbstwachstum, 7. Selbstbewegung, 8. Selbstvermehrung, 9. Vererbung.

Diese neun Begriffe sind dem Universalbegriff des Lebens untergeordnet, setzten ihn zusammen.

Um zu einer Erklärung des Lebens zu gelangen, d. h., um den unbekannten Komplex der Lebenserscheinungen auf Bekanntes zurückführen, müssen also zuerst die zehn Unterbegriffe des Lebens auf ihren Gehalt an schon erkannten Dingen untersucht werden.

Es lag nahe, nach Erleichterungen auf diesem Wege der Erkenntnis zu suchen. Man hob deshalb den einen oder den andern der obigen Begriffe, der dem jeweiligen Beobachter am meisten von denen der anorganischen Natur abweichen mochte, hervor und wollte dessen Aufklärung als Aufklärung des Lebens überhaupt verstanden wissen.

Besonders günstig für diesen Endzweck schien der letzte zusammenfassende Begriff zu sein, die Selbstregulation oder der Ausgleich, wie wir ihn nennen wollen.

Ausgleichsprinzip deswegen, um eine möglichst allgemeine Fassung dieser anfänglich nur dem Leben zugesprochenen Eigen-

schaft zu haben, weil wir im folgenden besonders von Theorien reden wollen, die das Gegenteil davon nachzuweisen suchen.

Was definiert der Begriff des Ausgleichs?

Jedes System irgendwelcher Art ist im Gleichgewichte an Bedingungen geknüpft, die teils seinen eigenen Kräften und Konfigurationen entstammen, sogenannte innere Bedingungen, teils den mit ihnen in Wechselwirkung begriffenen anderen Systemen, äußere Bedingungen. Diese Bedingungen können auch als gesetzmäßige Zusammenhänge der Systemteile untereinander und mit der Außenwelt bezeichnet werden.

Auf eine Veränderung dieser Zusammenhänge kann zweierlei eintreten. Entweder vermag das gestörte Gleichgewicht nicht wieder hergestellt werden, dann geht das alte System zugrunde, oder dieses strebt einem neuen Gleichgewichtszustande zu, es gleicht sich mit den veränderten Umständen aus. Der Ausgleichsbegriff wird danach definiert als ein Prozeß, durch den das Erhaltenbleiben eines Systems trotz Änderung seiner Zusammenhänge bedingt wird.

Dieser Ausgleich ist an lebenden und toten Objekten zu beobachten, qualitativ und quantitativ aber herrschen große Differenzen.

Wir wollen uns an einem einfachen Beispiele klar machen, worauf es hier ankommt.

Ein Stahldraht kann eine sehr große Last tragen, ein gleich dicker Kautschukfaden nur eine viel kleinere, ohne zu zerreißen. Aber der Draht wird bis zur Aufhebung seiner Individualität, dem Riß, nur wenig gedehnt, die Länge des Kautschuks dagegen oft mehr als verdoppelt, ohne daß das System zugrunde geht.

Danach ist nicht allein die Größe der Elastizität als maßgebend für die Fähigkeit zum Ausgleich mit äußeren Kräften anzusehen.

Wir messen die Ausgleichsfähigkeit durch die Summe aller möglichen Zustandsänderungen, die das System erleiden kann, ohne seine charakteristischen Zusammenhänge einzubüßen, und durch die Arbeit, die dazu aufgewendet werden muß.

Cohen Kysper (Die mechanischen Grundgesetze des Lebens. Leipzig 1914) prägte hierfür den Begriff „Ausgleichsbreite".

Die Ausgleichsbreite ist also proportional der Verschiedenartigkeit der Konstellationsänderungen, mit denen sich das System ausgleichen kann und sie ist auch zugleich das unterscheidende Merkmal lebender von toter Substanz, groß bei ersterer, relativ klein bei den Anorganismen.

Diese enorme Ausgleichsfähigkeit der Lebewesen gegenüber den wechselnden Kräften der Umwelt ist eine der primitivsten wissenschaftlichen Erkenntnisse über das Leben. Und frühzeitig erwachte

auch der Wunsch nach tieferer Einsicht in diese merkwürdige Erscheinung.

Dem früheren Stande der Naturwissenschaft war eine rein physikalische Erklärung (Physik als empirische Naturwissenschaft im weitesten Sinne genommen) nicht möglich.

Philosophische Prinzipien tauchen darum zuerst auf.

Man bezeichnete einfach die zu erklärenden Vorgänge als die Folge bestimmter Tendenzen, die in die lebende oder auch in jegliche Substanz verlegt wurden.

Je nachdem diese Tendenzen jenseits aller Erkenntnis gesucht wurden, oder nur als derzeit nicht weiter auflösbar angesehen, entstanden vitalistische oder mehr weniger positivistische Hypothesen.

Da die ersteren von speziell philosophischem Interesse sind, wollen wir uns den letzteren zuwenden.

Hier ist zuerst Gustav Theodor Fechner zu nennen. Er versuchte zu zeigen, wie durch sein Prinzip der Tendenz zur Stabilität (Einige Ideen zur Schöpfung und Entwicklungsgeschichte der Organismen 1873) jegliches organisches Geschehen bestimmt ist.

Zwei Fälle von Stabilität sind nach ihm zu unterscheiden: Die Stabilität der Ruhe und die der Veränderung. Sind die Teilchen des Systems bewegungslos, so haben wir den ersten Fall, die absolute Stabilität. Wenn aber die Teilchen des Systems solche Bewegungen ausführen, daß das System periodisch in frühere Zustände, wenn auch nur angenähert, zurückkehrt, so nennt dies Fechner volle, resp. approximative Stabilität.

Und diese ist nach ihm für das Weltgeschehen maßgebend. Nicht zur Ruhe, sondern zur periodischen Wiederholung strebe die Natur. Der Lauf der Planeten um die Sonne, der Kreislauf des Lebens sind Beispiele dafür.

Das organische Beharrungsvermögen ist unter diese Tendenz zur approximativen Stabilität zu rechnen.

Das Streben nach einem solchen Zustand entspricht dem, was oben als Ausgleich bezeichnet wurde.

Herbert Spencer, der bekannte englische Philosoph, entwickelte seine empirische Lebensdefinition aus dem Phänomen der lebenden Ausgleichsprozesse. „Leben ist beständige Anpassung (hier Ausgleich) innerer an äußere Beziehungen."

Dies ist übrigens eine der besten, die bis jetzt gegeben wurden. Und zwar deshalb, weil sie keine Erklärung sein will, sondern nur eine begriffliche Zusammenfassung unserer bisherigen Kenntnisse über das Leben in kurzen Worten vorstellt.

Nachdem einmal die Wichtigkeit der Ausgleichserscheinungen erkannt war, konnte es nicht verfehlen, daß physikalisch-chemische

Deutungsversuche auftraten. Die metaphysischen Theorien wollen wir, wie schon gesagt, nicht in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen.

Ich will im folgenden eine Auswahl aus den bisherigen Erklärungsversuchen des Ausgleichsprozesses geben, ohne die verschiedenartigen Anpassungshypothesen zu erwähnen, und dabei zwei Theorien vorführen, welche von dem charakterisierten Prinzip ausgehend eine Totalansicht der Lebenserscheinungen aufbauen wollen.

Nur einige Worte noch über den Zusammenhang von Ausgleich und Anpassung. Nach der oben gegebenen Definition des Ausgleichsbegriffes bezeichnet dieser den Prozeß schlechtweg, während die Bezeichnung Anpassung auch auf die Finalität des Vorganges hinweist.

Wir wollen uns zuerst der chemisch-physikalischen Theorie von H. Lundegårdh (Grundzüge einer chemisch-physikalischen Theorie des Lebens. Jena 1914) zuwenden, einerseits weil sie sich aufs engste an den bisherigen Aufbau der allgemeinen Physiologie anschließt, andererseits auch infolge der fast allgemeinen Anerkennung ihrer Grundlage, der Anwendung des Massenwirkungsgesetzes auf die Selbstregulation des Plasmas.

Das Grundgesetz der chemischen Kinetik besagt, daß die Geschwindigkeit einer Reaktion proportional der noch vorhandenen, nicht umgesetzten Substanz ist; also wenn Stoff A in B umgesetzt wird

$$1. \qquad \frac{dx}{dt} = k\,(a - x)$$

d

a = die anfänglich vorhandene Menge des Stoffes A,

x = die jeweilig in B umgesetzte Menge von A.

Ist die Reaktion $A \rightarrow B$ umkehrbar ($A \rightleftharpoons B$); so besteht Gleichgewicht, wenn die Reaktionsgeschwindigkeit in beiden Richtungen $\rightleftharpoons$ gleich ist.

$$2. \qquad \frac{dx}{dt} = k\,(A - x) = \frac{dx}{dt} = k'(x)$$

$$\frac{(A - x)}{x} = \frac{k'}{k} = C \text{ (Konstante).}$$

Wächst also im Gleichgewichte die Menge B (= x), so muß A (= a — x) ebenfalls zunehmen und umgekehrt. Die Quantitäten von A und B gleichen einander aus.

Die einfacheren Stoffwechselregulationen sind wohl mit Sicherheit auf dieses Schema zurückzuführen (siehe dazu auch Verworn:

Allgemeine Physiologie, Jena 1915, p. 613 f.). Die überragende Ausgleichsfähigkeit des lebenden Organismus beruht nach dieser Theorie auf den zahlreichen, untereinander zusammenhängenden Reaktionsketten des Plasma.

Wir kennen aber noch eine zweite Möglichkeit des chemischen Ausgleichs. Der Chemiker nennt eine Variation der Konstante C eine Gleichgewichtsverschiebung. Le Chatelier und van't Hoff konnten darüber folgende Sätze nachweisen: Erstens ist eine Gleichgewichtsverschiebung nur durch Energiezufuhr möglich. Enzyme vermögen deshalb eine solche Wirkung nicht hervorzubringen. Zweitens stellten sie das sogenannte Prinzip des „beweglichen Gleichgewichtes auf. Wird einem chemischen Systeme irgendeine Energie zugeführt, so verschiebt sich das Gleichgewicht auf die Seite desjenigen Stoffes, der unter Absorption dieser Energie entsteht.

Die einwirkende Kraft wird also dadurch aufgehoben, „ausgeglichen". Zahlreiche Plasmaregulationen mögen auf diese Weise ihre Erklärung finden.

Wir können uns eine lebende Zelle auf folgende Weise versinnbildlichen:

$$\frac{(a-x_1)}{(x_2-x_1)}=k_1,\ \frac{(x_2-x_1)}{(x_3-x_2)}=k_2,\ \ldots\ldots\ \frac{(x_{(n-1)}-x_{(n-2)})}{(x_n-x_{(n-1)})}=k_{(n-1)}$$

Reaktionskette I „ II . . . . . „ n—1.

$\frac{(a-x_1)}{(x_2-x_1)}$ entspricht unserem obigen $\frac{(a-x)}{x}$, x setzt sich eben sofort in x_2 um. Für die umgekehrte Reaktion B → A kommt deshalb nur die Menge $(x_2 - x_1)$ in Betracht.

Die Totalformel wäre also (alle Reaktionsketten 1 — [n — 1] als eine aufgefaßt)

$$3.\quad \frac{(a-x_1)}{(x_n-x_{(n-1)})}=k_1\times k_2\times k_3\ldots\ldots k_{(n-1)}=\text{Constante.}$$

(Jedes einzelne Reaktionskettenglied der Einfachheit halber unimolekular und nur an zwei andere anschließend, sonst würden die Verhältnisse zu unübersichtlich, etwa:

$$\begin{array}{ccc} A & \rightleftharpoons & B+C \\ & & \uparrow\downarrow \quad \uparrow\downarrow \\ & & D \quad E+F. \end{array}$$

u. s. w.).

Lundegårdh stellt nun weiterhin die Hypothese auf, daß während der Ontogenese keine neuen Reaktionsketten entstehen oder alte aufgelassen werden, sondern nur die Gleichgewichte der vorhandenen auf eine der beiden beschriebenen Arten variiert werden.

Die „Artzelle" (O. Hertwig) besitzt also eine charakteristische Reaktionskette, die sie von jeder anderen unterscheidet. Die Variationsmöglichkeiten von C stellen ihre „Potenz" vor.

Über die Größe der prospektiven Potenz einer Eizelle kann man sich ein Bild machen, wenn man bedenkt, daß die beiden oben beschriebenen Variationen der einzelnen k auf die verschiedenste Weise untereinander kombiniert werden können.

Auf analoge Art will unser Autor die Regeneration verstanden wissen, doch kann darauf nicht näher eingegangen werden.

Was aber den gesetzmäßigen Wechsel der Reaktionskonstanten veranlaßt, darüber können nur vage Vermutungen aufgestellt werden. Lundegårdh vertritt stufenweise Determination der Ontogenese durch äußere und innere, skalare oder vektorielle Kräfte, wobei die letzteren für die räumliche Ausbildung der Organismen verantwortlich gemacht werden.

Wir wollen uns jetzt den Anschauungen Cohen Kyspers' zuwenden. Sie weichen in beträchtlichem Maße von denen der bisherigen Physiologie ab und verwenden ausschließlich analytisch-mechanische Begriffe statt der gewöhnlichen physikalisch-chemischen. Dadurch erhalten sie zwar eine ungewöhnliche Allgemeinheit, teilen aber auch den Nachteil aller allzu allgemeinen Begriffe, bei der Anwendung auf Spezialprobleme sich ins Nebelhafte zu verziehen.

Da die Ausführungen des Autors (siehe b. l. c. III. Abschnitt) etwas unklar sind, wozu noch die ungewohnte Hertz'sche Nomenklatur kommt, so will ich versuchen, das rein mechanische Erklärungsprinzip des Ausgleichs auf eine etwas andere Art zu formulieren.

Wir bezeichnen als mechanisches System eine Summe von materiellen Punkten $m_1 + m_2 \ldots . m_n$, zwischen denen a fixe Bedingungsgleichungen von der Form $\varphi(x_1 y, z, \ldots . z_n) = 0$ bestehen, worin xyz die Koordinaten der Punkte m vorstellen. Diese Bedingungen sind identisch mit den sogenannten inneren Kräften des Systems, durch sie wird die freie Bewegungsform der einzelnen Punkte abgeändert. Diese Variation ist gerade so groß, daß die davon hervorgerufenen Gegenkräfte den inneren das Gleichgewicht halten.

Die Summe der Quadrate der Abweichungen der einzelnen Punkte bezeichnen wir nach Gauß als Zwang des Systems. Es gilt der Satz, daß der Zwang eines Systems unter den gegebenen Umständen ein Minimum ist.

Führen wir jetzt b neue Bedingungsgleichungen $\psi(x, y, z, \ldots . z_n) = 0$ ein, sei es durch äußere Kräfte „Reize", sei es durch innere Zuständsänderungen, so werden die ursprünglichen Bewegungsformen abermals geändert, der Zwang nimmt zu, immer natürlich mit dem Minimumprinzip verträglich. Bis die absolute Größe des Zuwachses des Zwanges den durch die neuen Bedingungen dargestellten Zusatzkräften entspricht. Damit ist ein neues Gleichgewicht, der Ausgleich, gegeben. Werden die neuen Kräfte entfernt, so kehrt das

System wieder infolge der Bedingungen $\varphi(\ldots) = 0$ in den alten Zustand zurück. Ist unser System ein vitales, die Zusatzkräfte die Außenwelt, so entsprechen sich gegenseitig Ausgleich und Anpassung. Nur ist die Ausgleichsbreite eines vitalen Systems unvergleichlich größer als die eines mechanischen.

Diese allgemeinsten Betrachtungen über mechanische Systeme werden zum Aufbau einer Vitalmechanik verwendet.

Oskar Kysper will die lebende Substanz als ein einheitliches, mit charakteristischer Dynamik versehenes System auffassen. Nicht die einzelnen Teile der lebenden Zelle kämen für die verschiedenen vitalen Verrichtungen in Betracht, sondern nur die gesamten Zusammenhänge, die Zelle an sich als letzte unteilbare Lebenseinheit.

Von diesem Standpunkte aus wird jede Theorie lebender Molekeln oder Micellen (Naegeli) abgelehnt.

Jedes System, das ohne Veränderung seiner spezifischen Wirkungen nicht weiter geteilt werden kann, heißt eine dynamische Einheit. Seine spezifischen dynamischen Leistungen sind seine Funktionen.

Zur Einreihung der Onto- und Phylogenese unter sein Prinzip muß Cohen Kysper zwei neue Hypothesen aufstellen, die „Integration“ und das „Gesetz der Einstellung“.

Integration bedeutet den Übergang eines oder mehrerer Systeme zu einem System höherer Ordnung. Und diese höheren Zusammenhänge sollen zugleich den Ausgleich der niederen bedingen.

Das zweite „Gesetz“ beinhaltet die Phänomene der Anpassung. Wir nannten die Abweichungen eines Systems von der eigenen Bewegung durch neue Zusammenhänge Zwang. Dieser Zwang soll nun nach Cohen Kysper bei langdauernder Einwirkung der veränderten Umstände auf unser System immer kleiner werden, indem die inneren, alten Bedingungen des Systems sich mit den neuen auszugleichen streben, „konstruktiver Ausgleich“.

Auch die Psychologie will Cohen Kysper dem Ausgleichsbegriff unterordnen. Näheres darüber und über die Entwicklungsprozesse mag in dem oben genannten Werke nachgelesen werden.

So viel über die Grundlagen dieser Theorie.

Durch ihren exakten Aufbau auf der analytischen Mechanik und ihrer umfassenden Begriffsbestimmung hat sie etwas ungemein Bestechendes an sich. Auch verhindert diese feste Fundamentierung jeden Angriff auf ihre Grundlagen.

Vermag sie aber auch wirklich das Rätsel des Lebens zu lösen?

Wir dürfen uns darüber nicht täuschen. Was sind denn jetzt eigentlich die kennzeichnenden Merkmale vitaler Systeme?

Wieder die von jeglicher toter Materie unterschiedlichen Erscheinungen. Die Unterschiede der Erscheinungen beruhen aber auf den besonderen Systembedingungen.

Und diese spezifisch vitalen Systembedingungen sind nach wie vor unbekannt.

Wie die Maxwell'sche Theorie die Erscheinungen der Elektrizität und des Lichtes auf gemeinsamer Grundlage aufs einfachste und genaueste beschreibt, ohne das Wesen der behandelten Dinge im geringsten aufzuklären, so auch hier.

Das Ausgleichsprinzip mechanischer Fassung führt die Dynamik lebender und toter Systeme auf gemeinsame Grundlagen, die Systembedingungen, zurück, von denen aus sie beide Erscheinungsreihen exakt zu beschreiben vermag.

Die Konstitution vitaler Systeme zu erkennen, ist aber noch immer der Zukunft überlassen.

Die Parasiten der Stechmückenlarven.

(IV. Mitteilung der Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise unserer Stechmücken[1]).)

Von E. Bresslau und M. Buschkiel.

(Mit 3 Textfiguren.)

a) Allgemeines.

Von E. Bresslau, Frankfurt a. M.

Während die erwachsenen Stechmücken wegen ihrer Rolle als Krankheitsüberträger oft und genau auf Parasiten untersucht worden sind, scheint weniger bekannt zu sein, daß auch ihre Larven eine wahre Fundgrube für Schmarotzer darstellen. Es dürfte sich lohnen, diesem ausgezeichneten und vielerorts leicht zu beschaffenden Untersuchungsmaterial bei uns in Zukunft mehr Aufmerksamkeit zuzuwenden, als bisher geschehen ist. Als Vorarbeit für derartige Untersuchungen stelle ich im folgenden zusammen, was ich in der Literatur an Angaben über die Parasiten der Schnakenlarven habe ausfindig machen können[2]), indem ich jeweils kurz anfüge, was ich selbst mit meinen Mitarbeitern bei den Straßburger Stechmückenstudien darüber beobachtet habe.

Ich beginne mit den Entoparasiten und unter diesen mit den parasitischen Würmern. Aus der Gruppe der Trematoden sind verschiedentlich junge, eingekapselte „Distomeen" in den Larven von *Anopheles*-Arten beschrieben worden (Ruge 1903, Alessandrini 1909). Nach Alessandrini soll das von Ruge gefundene Distomum die Larve von *Distomum globiporum* sein, das von

1) I. und II. Mitteilung s. diese Zeitschr. 37, 1917, S. 507—533, III. Mitteilung ebenda 38, 1919, S. 530—56.

2) Vgl. dazu besonders die Arbeit von Dyé (1905), ferner die Übersicht im 1. Bande der Monographie von Howard, Dyar und Knab (1912) und die Zusammenstellung von Eysell (1913).

v. Linstow auch in *Lymnaea ovata* beobachtet wurde und als erwachsene Form im Darm von Fischen lebt. Die von ihm selbst gesehenen Trematoden hält Alessandrini für die Larven von *Leithodendrium ascidia* (van Beneden), einem häufigen Parasiten unserer Fledermäuse. Die Fledermäuse infizieren sich, indem sie Schnaken fressen, die den Trematoden im Ösophagus oder in der Magenwand enzystiert oder frei in der Leibeshöhle beherbergen. Die Schnaken wiederum erhalten den Parasiten, indem die Eier mit den Fäces der Fledermäuse ins Wasser gelangen, wo die Larven ausschlüpfen und als Cercarien in die *Anopheles*-Brut eindringen. Wir haben in Straßburg nicht selten in *Anopheles*-Larven kleine enzystierte Trematoden gefunden. Weder Dr. Eckstein, der sie zuerst beobachtete, noch ich hatten indessen Zeit, über ihre Artzugehörigkeit nähere Untersuchungen anzustellen.

Auch Nematoden sind verschiedentlich in Schnakenlarven gefunden worden. Es handelt sich nach Stiles (1903) dabei um die Jugendstadien eines Rundwurms (*Agamomermis*), der erwachsen in den Imagines lebt und schon von Leuckart dort beobachtet wurde. Die Nematoden finden sich sowohl in den Larven unserer einheimischen *Culicada nemoralis*, wie bei der nordamerikanischen *Culicada sollicitans*, möglicherweise auch in *Anopheles*-Larven. — *Mermis*-Larven, und zwar immer paarweise eine größere und eine kleinere zusammengerollt in der Thoraxgegend der Leibeshöhle liegend, sah Gendre (1909) in den Larven der Gelbfiebermücke (*Stegomyia calopus*) von Französisch-Guinea.

Von parasitischen Protozoen in Stechmückenlarven sei zuerst *Nosema stegomyiae* genannt, das Marchoux, Salimbeni und Simond (1903, 1906) in der Gelbfiebermücke (*Stegomyia calopus*) entdeckten. Sind ♀ Imagines dieser Stechmückenart stark infiziert, so dringen nach den Angaben der französischen Forscher die Microsporidien auch in die Ovarien und Eier ein, woraus dann infizierte Larven hervorgehen. Eine unmittelbare Infektion der Larven durch Zufuhr der *Nosema*-Sporen mit der Nahrung gelang den Autoren nicht. Sie beschreiben einmal gewöhnliche, farblose Sporen von 4—7 μ Länge und 2—3 μ Breite, aus denen Amöboidkeime hervorgehen, außerdem aber noch braune Sporen, die mehr fadenförmig gestaltete Keime entstehen lassen. Ob es sich bei diesen Parasiten wirklich um Angehörige der Gattung *Nosema* handelt, läßt sich allerdings weder aus dem Text noch aus den Abbildungen mit Sicherheit erkennen. Immerhin kann ich bestätigen, daß tatsächlich echte Vertreter des Genus *Nosema* in Schnakenlarven vorkommen. Ich besitze ein Ausstrichpräparat von dem Leibeshöhleninhalt einer *Culex pipiens*-Larve, das gewaltige Massen von *Nosema*-Sporen enthält, die in ihrem Aussehen (Fig. 1)

an die typischen, von Stempell (1904, Fig. 99—102) abgebildeten Sporen von *Nosema anomalum* oder an die Sporen des *Nosema pulicis* Nöller (1912, 1914, Textfig. 8) erinnern. Die Länge der Sporen beträgt 4,5—5,5 μ, ihre Breite 1,8—2,4 μ. Zur Artbezeichnung schlage ich den Namen *Nosema culicis* vor.

Außer *Nosema*-Arten kommen in den einheimischen Schnakenlarven aber auch noch andere Microsporidien vor. So fand ich einmal eine Larve von *Culiseta (Theobaldia) annulata*, die ganz mit allen Entwicklungsstadien einer augenscheinlich in die Nähe von *Thélohania* gehörigen Form erfüllt war. Ich hoffe auf diesen Parasiten, in dessen Kernen bei den Sporulationsteilungen sehr schöne Chromosomen ausgebildet werden, andernorts ausführlicher zurückkommen zu können.

Fig. I. *Nosema culicis* n. sp., Sporen, Kons. Flemming, Färbg. Heidenhain, 2150×.

Die gleichen französischen Autoren (1903) beschreiben ferner aus *Stegomyia calopus* und ihren Larven eine Gregarinen-Art mit recht eigenartigem Lebenszyklus. Die Imagines enthalten niemals vegetative Stadien, sondern nur Sporocysten innerhalb der Malpighischen Gefäße. Von hier sollen die Sporen teils nach ihrer Ausstoßung mit den Fäces des Insekts, teils nach dessen Tode und Zerfall ins Wasser gelangen und dort von den Larven mit ihrer Nahrung aufgenommen werden. Im Darmkanal der Larven kriechen die Sporozoiten aus und dringen in Zellen des Darmepithels oder des subkutanen Fettgewebes ein, wo sie sich abkugeln und allmählich zu Gregarinen ohne Proto- und Epimerit von birnförmiger Gestalt und 15—30 μ Länge heranwachsen[3]). Bei weiterem Wachstum fallen sie aus den Zellen heraus, in das Cölom oder Darmlumen, und bewegen sich hier lebhaft. Sie messen alsdann 25—50 μ. Während der letzten Zeit des Larvenlebens oder auch erst im Puppenstadium treten die Parasiten zu Syzygien zusammen. Wenn sich dann in der Puppe der Darmkanal des fertigen Insekts ausbildet, wandern die Syzygien in diesen über und gelangen von hier aus in die Malpighischen Gefäße, wo sie sich festsetzen und mit der Sporogonie beginnen. Diese verläuft sehr rasch, so daß die Sporocysten im allgemeinen fertig ausgebildet sind, wenn die Imago ausschlüpft.

Auch von anderen Autoren sind Gregarinen in Stechmückenlarven gesehen, jedoch stets nur ganz kurz beschrieben worden. So teilt Ross 1906 in Ergänzung schon 1895 und 1898 in indischen

3) Möglicherweise sind diese Formen auch von Pressat (1905) gesehen worden, der im Darm von *Stegomyia*-Larven birnförmige Elemente fand, die sehr langsame amöboide Bewegungen zeigten.

Zeitschriften von ihm publizierter Angaben über das Vorkommen einer *Gregarina culicis* in *Stegomyia*-Larven, -Puppen und -Imagines mit, daß die von ihm beobachteten Formen wahrscheinlich verschiedenen Spezies angehörten, von denen eine wohl sicher mit der von Marchoux, Salimbeni und Simond beschriebenen Gregarine identisch ist. Ferner beobachteten Léger und Duboscq (1902) bei einer in Korsika gesammelten *Culex*-Larve eine in das Cölom vorspringende Cyste der Darmwand, die sie auf eine Gregarine vom *Diplocystis*-Typus beziehen. Endlich beschreibt Guenther (1914) eine nach seiner Meinung wahrscheinlich zu den Monocystiden gehörige Gregarine aus der Leibeshöhle von Larven der indischen Stechmückenart *Ficalbia dofleini*.

Es ist also nur sehr wenig, was über die Gregarinen der Stechmückenlarven bekannt geworden ist. Die einheimischen Arten scheinen überhaupt noch nicht daraufhin untersucht worden zu sein, obwohl gerade die Insektenlarven stets dankbare Objekte zum Studium von Gregarinen gebildet haben[4]). In der Tat ist Infektion mit Gregarinen etwas ganz Gewöhnliches bei unseren Schnakenlarven.

Es gilt dies in erster Linie für die Larven von *Culex pipiens* L. Schon im Sommer 1916, als ich mich aus systematischen Gründen etwas näher mit den Larven der verschiedenen Stechmückenarten beschäftigte[5]), fiel mir auf, daß die *pipiens*-Larven vielfach — an manchen Fundorten zu 50 % und mehr — mit Gregarinen infiziert waren. Diese erwiesen sich bei näherem Zusehen als Angehörige einer neuen Art, die zu der erst vor kurzem durch Keilin (1914) entdeckten Schizogregarinenfamilie der *Caulleryellidae* gestellt werden mußte. Ihre genauere Untersuchung war mir selbst aus Zeitmangel nicht möglich; ich konnte diese Arbeit jedoch im Sommersemester 1918, als ich in Vertretung von Prof. Doflein das Freiburger Zoologische Institut leitete, Frl. M. Buschkiel übergeben, die im Anschluß an meine Ausführungen hier kurz selbst über ihre Beobachtungen berichten wird.

Außer den *Culex pipiens*-Larven sind aber auch die Larven verschiedener anderer einheimischer Schnakenarten Träger von Gregarinen. Als Beispiel möchte ich hier nur kurz eine in *Culiseta annulata* nicht seltene, neue Schizogregarinenform beschreiben, deren Lebenszyklus, soweit meine Beobachtungen reichen, dem von Frl. Buschkiel für die Singschnakengregarine ermittelten sehr ähnlich ist. Das Aussehen der frei im Darm der *annulata*-Larven lebenden erwachsenen, vegetativen Stadien dieser Art, die ich

4) Vgl. z. B. das umfangreiche Verzeichnis der untersuchten Arten in der Arbeit von Wellmer (1911).

5) Über das Ergebnis dieser später von Dr. Eckstein übernommenen Untersuchungen s. dessen gleichzeitig erscheinende Arbeit (Eckstein 1919).

Caulleryella annulatae benenne, zeigt Fig. II. Man kann an ihnen zwei Körperabschnitte unterscheiden, einen hinteren, der den großen Kern mit einem im Leben stark lichtbrechenden Karyosom enthält, und einen vorderen, den ich als Pseudomeriten bezeichnen möchte, da er aus gleich zu erörternden Gründen weder als echter Proto- noch als echter Epimerit aufgefaßt werden kann. Der hintere Körperabschnitt ist mehr oder minder zylindrisch, hinten abgerundet und von einer dünnen Ektoplasmaschicht umhüllt, der Pseudomerit zeigt wechselnde Gestalt und eine auffällig dicke, im Leben stark lichtbrechende Pellicula. Stets beginnt der Pseudomerit der *annulata*-Gregarinen mit einer beträchtlichen Verbreiterung gegenüber dem hinteren Körperabschnitt, nach vorn zu ist er bald abgerundet (Fig. II a), bald mehr oder minder spitz zulaufend (Fig. II b, c). Auch sein fein granuliertes Plasma erscheint von anderer Beschaffenheit als das mehr grobkernige des anschließenden, hinteren Körperabschnitts. Dadurch, sowie durch die Anschwellung, mit der er beginnt, ferner durch die stärkere Ausbildung seiner Pellicula hebt sich der Pseudomerit sehr deutlich von dem den Kern führenden hinteren Körperabschnitt ab, ohne doch wie ein typischer Protomerit von dem Deutomeriten durch eine Ektoplasmalamelle getrennt zu sein oder die für einen Epimeriten charakteristischen Eigenschaften — vorwiegend ektoplasmatische Beschaffenheit und Hinfälligkeit während des freien vegetativen Lebens — zu besitzen. Die Länge der ausgewachsenen vegetativen Individuen beträgt 28—33 μ, ihre Breite am Ansatz des Pseudomeriten 9—13 μ[6]).

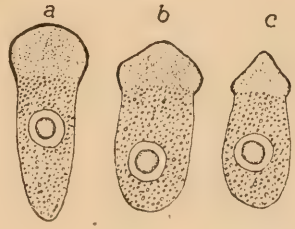


Fig. II. *Caulleryella annulatae* n. sp., 3 freie vegetative Stadien, nach dem Leben, 770 ×.

Auch Flagellaten sind unter den Parasiten der Stechmückenlarven recht häufig vertreten, die Kenntnis der Systematik, Morphologie und Biologie dieser Formen liegt aber noch ganz im argen. Kurze Angaben darüber machte als erster Ross (1898, 1906); sie beziehen sich auf indische Schnakenarten. 1902 berichteten sodann Léger und Duboscq über eine *Herpetomonas*-Art aus dem Darm korsischer *Anopheles*-Larven, die Léger (1902) kurz zuvor im Darm weiblicher Imagines von *Anopheles maculipennis* entdeckt und als *Crithidia fasciculata* beschrieben hatte. Die Parasiten haben bald die langgestreckte Gestalt typischer Herpetomonaden, wobei sie zugleich durch Verschmälerung und welligen, eine undulierende Membran andeutenden Kontour der einen Seite des Zelleibes an

[6]) Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen ist auch eine verwandte Schizogregarinenart in *Anopheles*-Larven beschrieben worden; vgl. E. Hesse, *Caulleryella anophelis*, Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, **166**, 1918, S. 569—572.

Trypanosomen erinnern können, bald erscheinen sie als mehr oder minder ovoide bis abgekugelte Formen. Ich habe nicht selten ähnliche Flagellaten im Darm von *Culex pipiens*-Larven gefunden, an denen sich der Übergang aus dem *Herpetomonas*-Stadium in einen gregarinenähnlichen, oftmals zum Schluß völlig abgekugelten Zustand leicht beobachten ließ. Außer diesen Flagellaten traf ich bisweilen aber auch *Leptomonas*-Formen, ohne jede Andeutung einer undulierenden Membran, ähnlich der von Novy, Mac Neal und Torrey (1907) aus dem Darm erwachsener Stechmücken beschriebenen *Leptomonas fasciculata*, die nicht mit der *Crithidia fasciculata* Léger verwechselt werden darf (vgl. Woodcock 1914, Nöller 1917). Eine genaue Bearbeitung dieser Schnakenlarven-Flagellaten ist dringend erforderlich, schon um eine gefährliche Fehlerquelle bei Infektionsversuchen mit erwachsenen Stechmücken auszuschalten. Solange nicht eine scharfe Charakterisierung der in den Schnakenlarven vorkommenden Flagellaten möglich ist, können Übertragungsversuche von Blutflagellaten, bei denen Stechmücken zur Verwendung kommen, nicht als völlig einwandfrei gelten. Denn bei der Möglichkeit einer direkten Übermittlung der Flagellaten von Schnake zu Schnake ohne Zwischenwirt, auf dem Wege über die Eier, Larven und Puppen, läßt sich selbst durch alleinige Verwendung von Imagines, die im Laboratorium aus Eiern aufgezogen wurden, nicht ausschließen, daß die Insekten bereits von vornherein mit Flagellaten infiziert sind (vgl. auch Novy, Mac Neal und Torrey 1907, Patton 1912).

Als letzte entoparasitische Form sei endlich noch die *Spirochaeta culicis* erwähnt, die Jaffé (1907) bei Berlin massenhaft in den Larven einer nicht näher bestimmten Schnakenart fand. Ähnliche Organismen beschreiben Edmond und Etienne Sergent (1906) aus den Larven algerischer *Anopheles maculipennis*. Nach meinen Beobachtungen kann ich bestätigen, daß vor allem *Culex pipiens*-Larven sehr häufig Spirochaeten beherbergen.

Als Ektoparasiten kommen an Schnakenlarven bisweilen Milben vor. Es handelt sich dabei um die Jugendformen von Hydrachniden, die wahrscheinlich zu den Gattungen *Eylais, Hydrodroma, Hydryphantes* oder *Diplodontus* gehören, deren Larven durch ihre parasitische Lebensweise bekannt sind. Nach den Beobachtungen amerikanischer Entomologen (Howard, Dyar und Knab 1912) und der Gebrüder Sergent (1904) an algerischem Material geht die Infektion so vor sich, daß sich die Hydrachnidenlarven im Wasser an das Abdomen der Schnakenlarven anhängen. Dadurch werden die Schnakenlarven indessen in keiner Weise geschädigt, denn ihre Entwicklung geht ruhig weiter. Bei der Verwandlung zur Puppe wandern die Milben von der Schnakenlarvenhaut auf die Puppe über und setzen sich hier am Rücken fest, nahe dem

Punkt, wo die Haut beim Schlüpfen der Imago einreißt. Dies ermöglicht ihnen dann, sich während des Ausschlüpfens an dem Hinterleib des fertigen Insekts zu befestigen, sodaß sie mit diesem den Übergang vom Wasser- zum Luftleben mitmachen. Nach den Angaben von Howard, Dyar und Knab scheint es, als ob besonders afrikanische Hydrachnidenlarven die Gewohnheit haben, Stechmückenlarven zu befallen, während die nordischen Wassermilben andere Wasserinsekten bevorzugen. Vielleicht erklärt sich daraus, daß mir bisher keine mit Milben behafteten Stechmückenlarven zu Gesicht gekommen sind. Wohl tragen auch bei uns die Stechmücken-Imagines nicht selten Milben, aber wohl keine Hydrachniden, sondern Gamasusarten (Eysell 1913), die sich den Insekten anhängen, wenn sie irgendwo auf dem Lande ausruhen.

Als harmlose Ektokommensalen gleichfalls völlig unschädlich sind die Vorticelliden, die sich oft in ungeheuren Massen auf den Schnakenlarven ansiedeln. Bisweilen trifft man Brutstellen, besonders von *Culex pipiens*, wo der größte Teil der Larven am ganzen Körper, den Kopf mit eingeschlossen, mit einem dichten weißlichen Überzug aus lauter Individuen von *Vorticella microstoma* oder einer verwandten Art bedeckt ist, so daß es aussieht, als ob die Tiere vollständig verpilzt wären. Nichtsdestoweniger habe i h niemals eine Beeinträchtigung der Tiere bemerken können; ihre Entwicklung vollzog sich stets so, wie bei Larven, die frei von Vorticellen waren. Der bei Howard, Dyar und Knab (1912) erwähnte Fall einer *Anopheles*-Larve, die so mit Glockentierchen beladen war, daß sie ihren Kopf nicht mehr recht bewegen konnte, daher bei der Nahrungsaufnahme notlitt und demzufolge einging, wird auch von den amerikanischen Autoren als Ausnahme bezeichnet.

Auch die Entoparasiten haben im allgemeinen wohl keine pathogene Bedeutung für die von ihnen befallenen Schnakenlarven. Nur in ganz wenigen Fällen, so bei der Infektion mit *Mermis* (Gendre 1909) oder mit *Nosema* (Marchoux, Salimbeni und Simond 1906) nehmen die betreffenden Autoren eine schädigende Wirkung als möglich an. Ich selbst habe, soweit meine Beobachtungen reichen, niemals eine Schädigung der infizierten Larven feststellen können. Als Helfer bei der Bekämpfung der Schnakenbrut können ihre Parasiten jedenfalls nicht in Frage kommen,

b) *Caullerytella pipientis* n. sp.,

eine Schizogregarine aus dem Darm der Larven von *Culex pipiens* L.

Von **Marianne Buschkiel**, Freiburg i. B.

In einer eingehenderen, bisher noch nicht veröffentlichten Arbeit, zu der ich durch Herrn Prof. Bresslau angeregt wurde, beschäftigte ich mich mit der Untersuchung einer Schizogregarine, die

im Darme von *Culex pipiens*-Larven parasitiert. Die Ergebnisse meiner Beobachtungen sollen in kurzer Zusammenfassung hier folgen.

Es handelt sich um eine Schizogregarine, die als Produkt ihrer geschlechtlichen Entwicklung 8 Sporen zu je 8 Sporozoiten liefert. Sie erweist sich dadurch zu der von Keilin (1914) aufgestellten Gruppe der *Octosporea* gehörig. Weitere Untersuchungen ergaben die nahe Verwandtschaft mit der von diesem Autor beschriebenen *Caulleryella aphiochaetae*, einem Parasiten aus dem Darm von *Aphiochaeta rufipes* Meig., eines zyklorhaphen Dipters. Die neue Species sei daher *Caulleryella pipientis* genannt.

Im Lumen der der Sekretion dienenden Aussackungen des Mitteldarmes der *Culex pipiens*-Larven, wie im Darme selbst, finden sich alle Entwicklungsstadien des Parasiten. Während im allgemeinen entweder die Sporogonie oder die Schizogonie vorwiegt, findet man auch häufig Stadien beider Entwicklungsmodi nebeneinander im gleichen Wirtstier.

Die jungen, entweder aus der geschlechtlichen oder ungeschlechtlichen Vermehrung hervorgegangenen Keimlinge dringen mit ihren spitzen Vorderenden in die mit einem Stäbchensaum versehenen „Leberzellen" der Mitteldarmdivertikel ein. Fig. III, 1 des Zeugungskreises zeigt eine solche Zelle, die sich aus dem Verbande des Epithels gelöst hat und von einer größeren Zahl der Parasiten befallen ist. So befestigt wachsen sie heran zu der typischen keulenartigen Gestalt der vegetativen *Caulleryella pipientis*. In diesem Stadium kann man einen länglichen, beim ausgewachsenen Tier rundlich ovalen hinteren Körperabschnitt, der den großen, bläschenförmigen Kern enthält, von dem stielartig verlängerten Vorderende, unterscheiden, das gewisse Übereinstimmung mit dem Epimeriten der polycystiden Eugregarinen zeigt. Da dieser Stielfortsatz jedoch durch keine Scheidewand vom Körper getrennt und zweifellos entoplasmatischer Natur ist, zugleich aber die Fähigkeit der Rückbildung besitzt, nimmt er unter den Meriten der Gregarinen eine Sonderstellung ein. Er wurde von Bresslau als Pseudomerit bezeichnet. Beim jugendlichen Individuum geht der Pseudomerit gleichmäßig in das Körperplasma über, während die reifen vegetativen Parasiten sowohl eine deutliche äußere Abgrenzung, wie Differenz von Körper- und Stielplasma aufweisen. Im Leben erscheint das Körperplasma stärker von lichtbrechenden Körnern erfüllt als das Plasma des Pseudomeriten, das sich im fixierten Präparat feinmaschiger zeigt. Das Ende des vegetativen Wachstums wird im allgemeinen erst nach Ablösung des Parasiten aus der Epithelzelle erreicht, in freier Lage innerhalb des Lumens der Lebersäckchen, bezw. des Darmes. Die Größe der erwachsenen Individuen schwankt zwischen 35 und 60 μ, je nach dem Ernährungszustande des Wirtstieres.

Der Kern enthält einen großen, kompakt kugeligen Binnen-

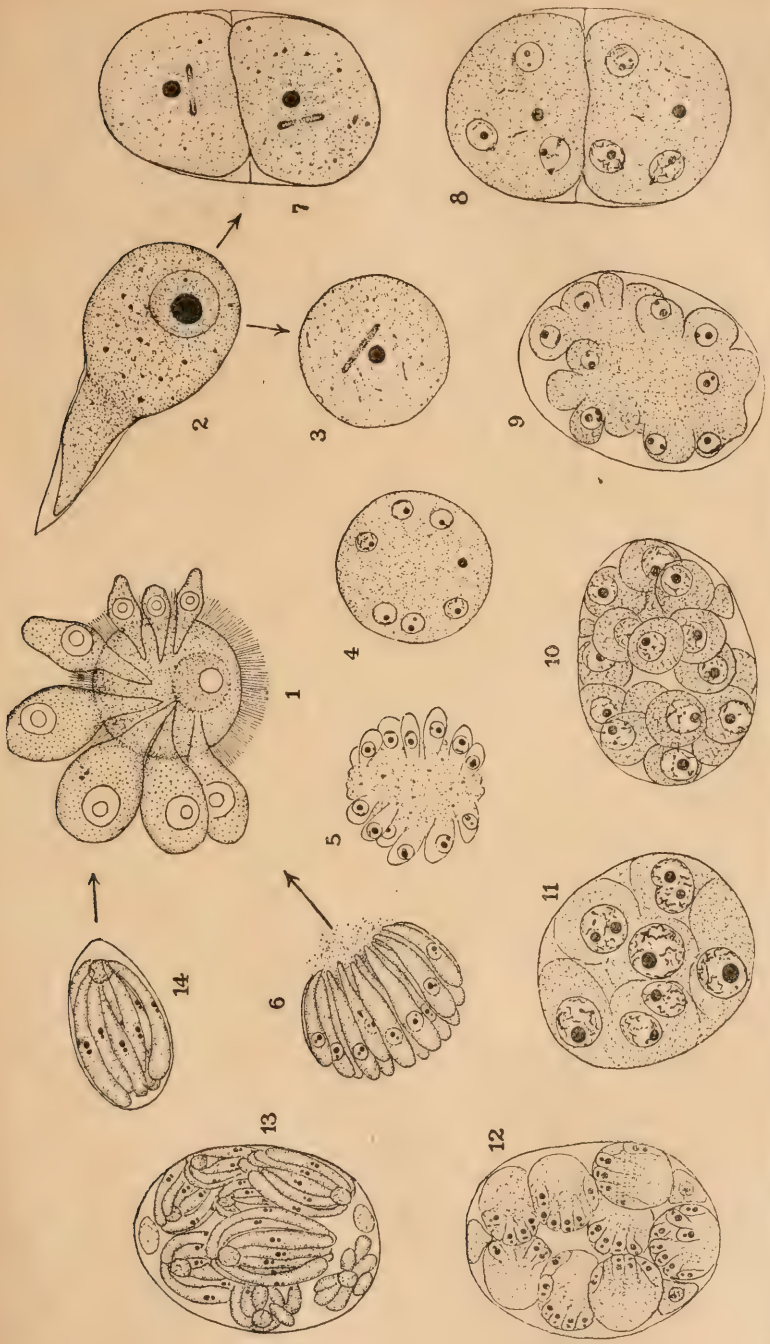


Fig. III. Zeugungskreis von *Caullerytella pipientis* n. sp., halbschematisch. 1 Darmzelle von Caullerellen befallen, 2 vegetatives Stadium, 3—6 Schizogonie, 7—10 Gametenbildung, 11 Gametencopulation, 12—14 Sporenbildung.

körper. Außerdem erkennt man bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen ein kleines, im Leben stark lichtbrechendes, mit Eisen-Hämatoxylin dunkel färbbares Körnchen, über dessen Bedeutung und etwaige Beziehung zu den Vorgängen im Kern ich vorläufig nichts aussagen möchte. Ich werde es daher im folgenden mit dem indifferenten Namen „zweites Körnchen" bezeichnen.

Betrachten wir die ungeschlechtliche Vermehrung, so sehen wir, wie sich der Körper des Parasiten zunächst einheitlich abkugelt, indem sich das Plasma aus dem Pseudomeriten zurückzieht und mit dem Körperplasma einheitlich verschmilzt (Fig. III, 2 u. 3). Die Pellicula, welche das Stielende überzog, bleibt entweder als leere, kegelförmige Hülle funktionslos an der ursprünglichen Stelle haften, oder wird in ihrer Form unverändert abgestoßen.

Der Kern beginnt sich nun auf mitotischem Wege unter typischer Spindelbildung zu teilen, wobei die Kernmembran schwindet und der Binnenkörper frei in das Cytoplasma austritt (Fig. III, 3). In fortgesetzten Teilungen werden eine größere Anzahl Kerne geliefert, die sich peripher im Schizonten anordnen, während der Binnenkörper des ersten Kernes, noch lange Zeit sichtbar (Fig. III, 4), schließlich im Plasma unter allseitiger Größenabnahme resorbiert wird. Die Endzahl der Kerne beträgt 32—38. Es schnüren sich um die Kerne Plasmaportionen ab, die unter Aufbrauchen des Restkörpers zu den endgültigen Merozoitenkörpern heranwachsen (Fig. III, 5). Sind die Merozoiten fertig ausgebildet und weisen den charakteristischen mit Binnenkörper und zweitem Körnchen versehenen Kern auf, dann ist das Restplasma nahezu verbraucht (Fig. III, 6). Nach Loslösung der Merozoiten kann die Autoinfektion vor sich gehen.

Die Sporogonie wird eingeleitet durch Aneinanderlagerung zweier ausgewachsener Individuen zur Bildung einer Syzygie, welche sich nach erfolgter Abkugelung mit einer dünnen, einfachen Cystenmembran umgibt (Fig. III, 7). Auch hier wird die den Pseudomeriten überziehende Pellicula als leere Hülle abgestoßen oder bleibt an der entstandenen Cyste haften. Die Kernteilung geht in beiden Syzygiten gleichfalls auf mitotischem Wege vor sich. Der aus dem ersten Kerne ausgestoßene Binnenkörper bleibt, wie bei der Schizogonie, einige Zeit zwischen den neuentstandenen Kernen liegen (Fig. III, 8), um schließlich resorbiert zu werden.

Ist in beiden Syzygiten eine bestimmte Anzahl Kerne gebildet, so lassen sich im Leben wogende Bewegungen des Gamontenplasmas beobachten, die zur schließlichen Abschnürung der Gametenkörper führen (Fig. III, 9 u. 10). Es entstehen in beiden Syzygiten mehr Kerne, als Gameten bei der Kopulation Verwendung finden. Im allgemeinen kopulieren je 8 Gameten miteinander zur Bildung von 8 Zygoten (Fig. III, 11). Die überschüssigen 6—10 somatischen

Kerne umgeben sich mit unregelmäßigen Plasmaportionen, welche sich als Restkörper der Cystenmembran anlagern.

Die aus der Kernverschmelzung der kopulierenden Gameten hervorgegangenen Syncarien teilen sich aufs neue und liefern je 8 Kerne, welche sich an der Peripherie, meist an einem Pole der Sporoblasten anordnen (Fig. III, 12). Durch Abgrenzung sichelförmiger Plasmakörper werden so 8 Sporozoiten gebildet, zwischen deren verjüngten Vorderenden ein kugeliger, im Leben stark lichtbrechender Restkörper lagert (Fig. III, 13).

Die Cystenmembran umgibt nunmehr 8 Sporen zu je 8 Sporozoiten, die von einer äußerst zarten Sporenhülle eingeschlossen sind, und einige Restkörper in wechselnder Anzahl, welche schließlich durch Quellung die Sprengung der Cyste veranlassen.

Die Sporen (Fig. III, 14) werden mit dem Darminhalt der *Culex*-Larven in das umgebende Wasser entleert und können von neuen Larven gefressen werden. Im Darme des frischinfizierten Wirtstieres wird die Sporenhülle gesprengt und das Bündelchen der Keimlinge fällt, wahrscheinlich unter Quellungswirkung des Sporoblastenrestkörpers, auseinander.

Die Infektion findet in den Puppenstadien des Wirtes ihren Abschluß, indem der infizierte Larvendarm in den Darm der Puppe aufgenommen, hier resorbiert und die Reste schließlich ausgestoßen werden. Die aus infizierten Larven bezw. Puppen hervorgegangenen Imagines wurden stets frei von *Caullerya*ella gefunden.

Literatur.

Alessandrini, G., Contribuzioni allo studio dei Distomi parasiti di *Anopheles maculipennis* (Meigen). Malaria, vol. 1, S. 133—137. 1909.

Dyé, L., Les parasites des culicides, Archives de parasitol. 9, S. 5—77, 1905.

Eckstein, F., Zur Systematik der einheimischen Stechmücken. 1. vorl. Mitteil.: Die Weibchen. Zentralbl. Bakt. Paras. I. Abt. Orig. 82, S. 57—68, 1918; 2. vorl. Mitteil.: Die Larven. Ebenda 83. 1919.

Eysell, A., Die Stechmücken. Handb. d. Tropenkrankh. von C. Mense, II. Aufl., 1. Bd., S. 97—183, 1913.

Gendre, E., Sur les larves de *Mermis*, parasites des larves de *Stegomyia fasciata*. Bull. Soc. Pathol. exot. 2, S. 106—108, 1909.

Guenther, K., Über eine Gregarine in *Ficalbia dofleini* Guenther. Zool. Anzeiger, 44, S. 264—267, 1914.

Howard, L. O., Dyar, H. G. and Knab, F., The Mosquitoes of North and Central America and the West Indies. 1. Bd., 520 S., 1912.

Jaffé, J., *Spirochaeta culicis* nov. spec. Arch. Protistenkunde 9, S. 100—107, 1907.

Keilin, D., Une nouvelle Schizogrégarine *Caullerya*ella *aphiochaetae* n. g. n. sp., parasite intestinal d'une larve d'un Diptère cyclorhaphe, *Aphiochaeta rufipes* Meig. C. R. Soc. Biol. Paris 76, 1914, S. 768—771.

Léger, L., Sur un flagellé parasite de l'*Anopheles maculipennis*. C. R. Soc. Biol. Paris 54, S. 354—356, 1902.

Léger, L et Duboscq, O., Sur les larves d'*Anopheles* et leur parasites en Corse. C. R. de l'assoc. franc. pour l'avancement des sciences. 31. sess. S. 703—704, 1902.

Marchoux, É., Salimbeni, A. et Simond, P. L., La fièvre jaune. Ann. Inst. Pasteur **17**, S. 665—731, 1903.

Marchoux, É. et Simond, P. L., Études sur la fièvre jaune, 2. mém. Ann. Inst. Pasteur **20**, S. 16—40, 1906.

Nöller, W., Über Blutprotozoen einheimischer Nagetiere und ihre Übertragung. Berlin. Klin. Wochenschr. 1912, S. 524.

—, Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen II. Arch. Protistenkunde **34**, S. 295—335, 1914.

—, Blut- und Insektenflagellatenzüchtung auf Platten. Arch. Schiffs-, Tropenhyg. **21**, S. 53—94, 1917.

Novy, F. G., Mac Neal, W. J. and Torrey, H. N., The Trypanosomes of Mosquitoes and other Insects. Journ. Infect. Diseases **4**, S. 223—276, 1907.

Patton, W. S., The morphologg and life history of *Herpetomonas culicis* Novy, Mac Neal and Torrey. Sci. Mem. by Officers of the medical and sanit. departm. Government of India Nr. 57, 1912, 21 S.

Pressat, A., Le paludisme et les moustiques. 180 S. Paris 1905.

Ross, R., Observations on the metamorphosis of the malarial parasite within the mosquito. Transact. South Indian Branch of Brit. Med. Assoc. **6**, S. 334—350, 1895.

—, Report on a preliminary investigation into Malaria in the Shigur Ghat, Ootacamund, ebenda **7**, 1898.

—, Notes on the parasites of mosquitoes found in India between 1895 and 1899. Journ. of Hygiene **6**, S. 101—108, 1906.

Ruge, R., Der *Anopheles maculipennis* (Meigen) als Wirt eines *Distomum*. Festschr. f. Rob. Koch, S. 174—176, Jena 1903.

Sergent, E. et E., Note sur les acariens parasites des *Anopheles*. C. R. Soc. Biol. Paris, **56**, S. 100—102, 1904.

—, Sur un flagellé nouveau de l'intestin des *Culex* et des *Stegomyia, Herpetomonas algeriense*: Sur un autre flagellé et sur des spirochaetes de l'intestin des larves des Moustiques. Ebenda **60**, S. 291—293, 1906.

Stempell, W., Über *Nosema anomalum* Monz. Arch. Protistenkunde **4**, S. 1—42, 1904.

Stiles, Ch. W., A parasitic roundworm (*Agamomermis culicis* n. g. n. sp.) in American Mosquitoes (*Culex sollicitans*). Hygienic Labor. Publ. Health and Mar. Hosp. Serv. Bull. **13**, S. 15—17, 1903.

Wellmer, L., Sporozoen ostpreußischer Arthropoden. Schriften Phys. Ökon. Ges. Königsberg **52**, S. 103—164, 1911.

Woodcock, H. M., Further remarks on the flagellate parasites of *Culex*. Is there a generic type, Crithidia? Zool. Anz., **44**, S. 26—33, 1914.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band **August 1919** **Nr. 8**

ausgegeben am 31. August 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: E. Naumann, Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. S. 337.
K. Toldt, jun., Neuere Arbeiten über das Integument des Flußpferdes S. 346.
F. Heikertinger, Versuche und Freilandforschungen zur Mimikryhypthese. S. 352.
H. Heller, Über die Geruchstheorie von Teudt. S. 364.
G. Dunker, Joh. Schmidt's Rassenuntersuchungen an Fischen. S. 371

Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons.

III[1]). Einige Gesichtspunkte zur Beurteilung des biologischen Effekts der vegetationsfärbenden Hochproduktionen.

Von **Einar Naumann** in Lund, Schweden.

[XXIV. Mitteilung aus dem Limnologischen Laboratorium Aneboda b. Lamhult[2]).]

Die Untersuchungen der letzten Jahre haben gezeigt, um welche oft beträchtliche Hochproduktionen es sich beim Eintreten der Vegetationsfärbung handelt[3]). Während sich nämlich die Produktion von Algen und Flagellaten in mäßig nahrungsreichen Teichen — übrigens gilt das auch für die Seen — für gewöhnlich auf höch-

1) Der erste dieser Beiträge erschien in dieser Zeitschrift 1914, der zweite 1917.

2) Die XXIII. Mitt. erschien in den Publikationen der Schwedischen Geologischen Landesanstalt 1917.

3) Die meisten Mitteilungen hierüber sind in den folgenden Arbeiten mitgeteilt:
Kolkwitz, R., Die Beziehungen des Kleinplanktons zum Chemismus der Gewässer. — Mitt. aus der Kgl. Prüfungsanstalt für Wasser und Abwasser 1911.
Naumann, E., Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsfärbungen des Süßwassers I—XII. — Botaniska Notiser, Lund 1912—1919.

stens einige Tausende pro ccm hält, steigt sie beim Eintreten der Vegetationsfärbung mindestens auf Zehn-, oftmals auch auf Hunderttausende von Zellen pro ccm. Ja, sogar Produktionen auf Millionen von Zellen pro ccm sind für kleinere Süßwässer einregistriert[4]), und zwar beträgt das bisherige mehrmals beobachtete Maximum nicht weniger als 10000000. Was die Ursache dieser Hochproduktionen betrifft, so dürfte sie stets von dem Chemismus des Wassers abhängen — d. h., die vegetationsfärbende Hochproduktion indiziert stets einen übernormal gesteigerten Zugang auf ausnützbare Nährstoffe, sei es, daß dieser schon unter den natürlichen Verhältnissen entweder stets oder periodisch ermöglicht wird oder daß er ganz oder teilweis von kulturellen Einflüssen bedingt wird. Der erstgenannte Fall tritt uns besonders in gewissen Seen entgegen, wo der sogen. baltische Seentypus eben durch lang andauernde Vegetationsfärbungen sich in Vergleich mit anderen Typen als übermäßig nahrungsreich zu bezeichnendes Milieu ohne weiteres indiziert. Für den letztgenannten Fall bietet vor allem die intensive Wasserkultur der Teichwirtschaft lehrreiche Beispiele[5]), die gewiß übrigens auch für die gesamte Limnologie eine prinzipielle Bedeutung zuerkennen werden müssen.

Über die Bedeutung dieser Hochproduktionen im Leben des Süßwassers sind wir aber noch in mehreren Hinsichten sehr wenig unterrichtet. Zwar läßt es sich ganz allgemein sagen, daß sie in dem biochemischen Betrieb eine sehr wichtige Rolle spielen — gewissermaßen als Sicherheitsventile gegen eine übermäßige Anreicherung des Wassers an Faulstoffen, sowohl durch das partielle Aufzehren von einem Teil derselben, welche durch die teilweise Heterotrophie der meisten dieser Formen ermöglicht wird, wie auch durch ihre respiratorische Tätigkeit. Daß sie dazu als Produzenten der Tiernahrung von einer oft hervorragenden Bedeutung sind, ist mehrmals erwiesen.

Aber wie sollte man ein anschauliches Maß für diesen biochemischen Effekt der steigernden Produktionen erhalten? Diese Frage ist bis jetzt niemals erörtert, dürfte aber von einer einschneidenden Bedeutung sein, wenn wir dahin kommen, die Probleme der Hochproduktionen in einer mehr vielseitigeren Weise experimentell angreifen zu können[6]). Sie dürfte deshalb hier in aller Kürze eine einführende Auseinandersetzung wohl verdienen.

4) S. hierzu meinen Aufsatz: Über einige besonders auffallende Hochproduktionen aus Nannoplankton im Süßwasser. — Berichte der Deutschen Botan. Ges. Berlin 1919.

5) S. z. B. meine Zusammenstellung in dieser Zeitschrift 1914, S. 581—594.

6) Selbstverständlich müssen derartige Studien mit Untersuchungen über den Effekt chemischer Eingriffe in dem natürlichen Lebensmilieu des Wassers ihren Anfang nehmen. — Über eine Reihe derartige Versuche habe ich selbst in den Schriften des Fischereivereins für Südschweden, Lund 1917, eine erste Übersicht gegeben.

Ein anschauliches Maß für den biologischen Effekt der Hochproduktionen ist also als sehr erwünscht zu bezeichnen. Es dürfte wohl dabei nichts näher liegen, als hierfür eben die Reaktionsfläche der Produktion vorzuschlagen, worunter demnach die gesamte von den Pflanzen auf einem gegebenen Volumen entfaltete Oberfläche verstanden wird.

Versuchen wir jetzt eine rein schematische Darstellung dieser Verhältnisse. Wir gehen dabei von Algen eines sphärischen Bautypus aus, was ja eine besonders im Teichplankton sehr gewöhnliche Gestaltungsform darstellt. Von derartigen Voraussetzungen kann z. B. eine tabellarische Darstellung wie die beistehende gegeben werden. Um den Umfang derselben zu begrenzen, habe ich nur einige repräsentative Produktionstypen des Bautypus 5 bezw. 10 μ — was auch als der allgemeinste anzusehen ist — herausgegriffen. Die Reaktionsflächen, welche den angeführten Produktionen (pro ccm) entsprechen, sind um Vergleiche leicht zu ermöglichen als mm^2 pro 100 l angegeben.

Tabelle.

Produktion pro ccm	Entsprechende Oberflächenentfaltung in mm^2 pro 100 l Für den Größentypus	
	5 μ	10 μ
I. Relative Geringproduktionen.		
1 000	7 854	31 416
2 500	19 635	78 540
5 000	39 270	157 080
II. Hoch- bis Überproduktionen.		
A. Hochproduktionen.		
25 000	196 350	785 400
50 000	392 700	1 570 800
B. Überproduktionen.		
100 000	785 400	3 141 600
1 000 000	7 854 000	31 416 000
10 000 000	78 540 000	314 160 000

Die Tabelle dürfte von der gewaltigen Oberflächenentwicklung der vegetationsfärbenden Hochproduktionen einen sehr anschaulichen Überblick geben und somit schon an und für sich eine zahlenmäßige Illustration zu dem schon oben über die Bedeutung derselben als biochemische Milieuregulatoren angeführten geben. Es sind ja nämlich dies alles Verhältnisse, die eben von der reaktionsfähigen Fläche abhängen. Auch die Bedeutung der planktonischen Pflanzenformen in dem ernährungsphysiologischen System des Wassers dürfte hiervon abhängen. In dem folgenden

werden wir einigen von diesen Fragen, soweit dies auf dem jetzigen Standpunkt der Limnologie ermöglicht wird, eine orientierende Auseinandersetzung in aller Kürze widmen.

1. Die produktive Fläche in ihrem Verhältnis zu der Entwicklung der Produzenten.

Pütter[7]) hat es zuerst versucht, den Stoffwechsel des Wassers von allgemeinen Gesichtspunkten aus zu beleuchten. Als Maß des Stoffumsatzes wurde dabei natürlich die Oberfläche gewählt, wobei aber Pütter die Auffassung entwickelt, daß die konsumierende Fläche im Idealfall gleich der produzierenden gesetzt werden könnte. Ganz abgesehen von den neuen Vorstellungen über die Ernährungsphysiologie der aquatischen Tierwelt, welche Pütter hierauf begründet, ist es ja allerdings ziemlich wahrscheinlich, daß eine Korrelation zwischen der produzierenden Fläche und der Entwicklung der Tierwelt vorhanden sein muß. Pütter hat dies u. a. durch eine auf Grund von Lohmann's Untersuchungen im Meer bei Kiel[8]) berechnete Tabelle gezeigt, woraus es sich allerdings ergibt, daß die produzierende Fläche im allgemeinen beträchtlich die konsumierende übertrifft, und daß nur in Ausnahmefällen eine direkte Proportionalität festgestellt werden könnte.

Die von Pütter (l. c. 1909, S. 133) mitgeteilte Tabelle ist indessen als Vergleichsmaterial zu den Verhältnissen in Süßwasser bei eintretender Vegetationsfärbung von einem beträchtlichen Interesse. Einige Hinweise hierauf sind deshalb hier am Platze.

Sehen wir zuerst die produzierende Fläche an, so ergibt sich, daß dieselbe in dem untersuchten Meeresteil niemals über einen Wert von ca. 55000 qmm pro 100 l steigt; das Minimum liegt sogar bei nur etwa 1500 qmm pro 100 l. Vergleichen wir diese Werte mit den für unsere Teichgewässer von uns nachgewiesenen, so ergibt sich — vgl. die Tabelle S. 339 — daß nur die kleinsten unserer alltäglichen Produktionen eine Reaktionsfläche dieser relativ unbedeutlichen Größe aufzuweisen haben. Beim Eintreten der vegetationsfärbenden Hochproduktionen steigt sie aber gewaltig. So liegt sie schon bei einer an und für sich so geringen Produktion wie die des Größentypus von 10 μ auf 5000 pro ccm bei dem 3fachen des mit dem angeführten Meeresteil beobachteten Maximums, für eine übermäßige Hochproduktion wie die der Frequenz 10000000 pro ccm aber bei dem 9000fachen dieser Zahl u. s. w.

7) Pütter, H., Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. — Jena 1909.

8) Wiss. Meeresunters., N. F., Bd. 10, Kiel 1908.

Es fragt sich aber nun, inwieweit diese Steigerung der produktiven Fläche mit der Entwicklung der Tierwelt korreliert. Wie Pütter nachgewiesen hat, kann jedenfalls eine direkte Proportionalität zwischen der produktiven und der konsumierenden Fläche existieren. Gehen wir von dieser Annahme aus um einige jedenfalls unter sich vergleichbare Haltepunkte in dieser Frage zu gewinnen.

Eine produktive Fläche des Typus 55000 qmm pro 100 l wird somit einer konsumierenden von derselben Größe gleich angenommen. Oder, um ein konkretes Beispiel zu nehmen, sie entspricht z. B. einer Frequenz von etwa 10000 größeren Kopepoden — d. h. 1 Exemplar für jeden $^1/_{10}$ ccm. Dies sollte somit ungefähr der Minimalproduktion eines nicht besonders nahrungsreichen Teichwassers entsprechen, was tatsächlich auch der Fall sein dürfte. Nehmen wir danach, wie oben, ein zweites Beispiel im Bereich der vegetationsführenden Hochproduktionen der Gruppe A unserer Tabelle und zwar wie früher der Frequenz 50000 auf 1 ccm — was z. B. für eine vegetationsfärbende Chlamydomonas-Assoziation als ein Minimalwert bezeichnet werden kann — entsprechen, so sollte ja diese Fläche à 1575000 qmm pro 100 l als tierisches Äquivalent nicht weniger als 315000 größere Zooplanktonformen — d. h. 3 pro ccm! — geben. Derartige Hochproduktionen aus Tieren sind tatsächlich auch in einem sozusagen mäßig vegetationsgefärbten Teichwasser oft genug anzutreffen. Soweit entspricht gewiß die zunehmende Produktionsfläche auch einer überhaupt gesteigerten Produktion des Gesamtwassers.

Gehen wir aber nun weiter im Bereich der von mir als Überproduktionen bezeichneten und der Gruppe B der Tabelle eingereihten Produktionstypen. Ein hier oft beobachtetes Maximum ist das der Produktionsfläche auf 78000000 qmm pro 100 l. Theoretisch entspricht dies einem Tieräquivalent auf etwa 15000000 — d. h. etwa 150 pro ccm! Das ist ein höchst erstaunliches Ergebnis, das ungeahnte Möglichkeiten für den Aufschwung der Teichwirtschaft zu bedeuten scheint. Aber in der Natur liegen die Verhältnisse ganz anders als es hier rechnerisch ermittelt wurde. Es hat sich nämlich bei meinen experimentellen Untersuchungen über die Vegetationsfärbungen kleinster Wasseransammlungen gezeigt, daß die Überproduktion an pflanzlichem Nannoplankton stets mit einem Rückgang der höheren Tierwelt des Planktons verbunden ist in den Fällen, wo man theoretisch ihre höchste Entwicklung erwarten sollte. Dies geht soweit, daß die pelagische Tierwelt eben bis auf ein äußerstes Minimum, ja bisweilen sogar auf Null reduziert wird. Wie in dem folgenden näher gezeigt werden soll, dürfte dies nicht nur aus den ursprünglichen chemischen Verhältnissen

des Wassers erklärt werden können, sondern scheint vielmehr direkt bezw. indirekt von der all zu üppigen Entwicklung der Algen abhängen. Die Überproduktion an Algen wirkt somit auf das höhere Zooplankton gerade produktionshemmend ein.

Es ergibt sich somit hieraus, daß die Korrelation zwischen der Entwicklung der Produktionsfläche und der Entwicklung der Tierwelt in Bereich der geringeren Produktionen bezw. der mäßigen Hochproduktionen eine (vielleicht ganz) direkte Proportionalität aufzuweisen hat, während sie beim Eintreten der Überproduktion ganz gleitend in eine umgekehrte umschlägt. Selbstverständlich sind diese Verhältnisse auch für die Praxis der Teichwirtschaft von einer hervorragenden Bedeutung. Es gilt ja nämlich hier zwischen Produktion und Überproduktion mit Rücksicht auf die Ernährung des Wassers den „goldenen Mittelweg" zu betreten, um mit dem geringsten Aufwand von Düngstoffen den besten Effekt zu erzielen. Wahrscheinlich ist aber hier — in beiderlei Richtung — vieles gesündigt worden. Die angewandte Biologie hat gewiß auf diesem Gebiet große Werte zu schützen.

2. Einige Gesichtspunkte betreffs der Ernährungsverhältnisse des Zooplanktons.

Die alte Auffassung — die übrigens noch die gangbare ist — sieht bekanntlich ohne weiteres in den Algen und Flagellaten die direkte Ernährung des Wassers. Die Produzenten werden somit von den Konsumenten ganz einfach verzehrt, digeriert und ausgenutzt. Das ganze Problem der gegenseitigen Verhältnisse dieser ernährungsphysiologischen Typen sollte somit einfach durch eine Berechnung der im Organismenkörper produzierten organischen Substanz erledigt werden können: somit ein reines Gewicht-Problem.

Pütter war der erste, der gegen diese beim ersten Anblick allerdings doch so ziemlich plausibel erscheinende Auffassung einen Einwand erhob. Von rein theoretischen Gesichtspunkten wies er nach, daß es den Produzenten überhaupt niemals ermöglicht werden könnte, in dieser Weise die Anforderungen der Produktion zu decken. Die alte Auffassung könnte somit nicht richtig sein. Pütter versuchte es deshalb auch, eine neue ernährungsphysiologische Theorie der Wasserorganismen zu begründen[9]), die besser den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen sollte. Nach Pütter ist die ganze Frage als ein Problem der reagierenden Oberfläche zu betrachten, und die Hauptpunkte seiner Theorie dürften

9) Vgl. vor allem seine oben angeführte zusammenfassende Darstellung aus dem Jahre 1909.

folgendermaßen kurz resumiert werden können: Die Produktion auf wirksame Oberfläche bezogen ist der Konsumtion direkt proportional; die Produzenten übergeben gelöste organische Stoffe — ihre Assimilate — dem Wasser; die Nahrung der Tierwelt erfolgt vor allem durch eine Resorption gelöster organischer Stoffe durch die Oberfläche.

Diese Theorie bricht ja völlig mit einigen der anscheinend meist wohlbegründeten Sätzen der Physiologie. Sie ist deshalb auch Gegenstand eines sehr lebhaften Streits gewesen, der wohl auch noch nicht als erledigt betrachtet werden kann[10]).

Das ohne weiteres herausfordernde Moment der Pütter'schen Theorie liegt selbstverständlich in ihrer Auffassung über die Ernährung der Wassertiere durch eine Resorption gelöster Stoffe durch die Haut. Tatsächlich scheint dies auch von den Gesichtspunkten der komparativen Anatomie sehr wenig begründet. Es ist indessen u. E. sehr zu bedauern, daß die Kritik sich hierbei gar zu viel aufgehalten hat, was gewiß ein sonst unbefangenes Beurteilen der Gesamttheorie sehr beeinträchtigt hat.

Gesetzt aber, daß diese Annahme wirklich als falsch zu betrachten ist, wird dies dann die prinzipielle Bedeutung der Pütter'schen Theorie bedenklich erschüttern? Selbstverständlich in diesem Punkt. Aber in den andern? Kaum. Unter allen Umständen bleibt sein Verdienst, die Unzulänglichkeit der Nahrung im alten Sinne in rein theoretischer Weise nachgewiesen zu haben, immer bestehen. Wo sind aber die neuen Nährquellen, und wie werden sie ausgenutzt?

In einer früheren Arbeit[11]) habe ich schon einigen der hierhergehörigen Fragen eine eingehende Auseinandersetzung gewidmet. Vor allem wurde dabei die Frage über die Ausnützung der Nähralgen in experimenteller Weise behandelt. Sie zeigte sich fast überhaupt als sehr minimal, — einzelne Gruppen, die aber nicht in jedem Wasser auftreten, allerdings ausgenommen. An der Unzulänglichkeit der gebotenen Nahrung im alten Sinne ist deshalb sehr oft nicht zu zweifeln. Als eine neue, und gewiß weit mehr ausgiebige, bisher aber von den Planktologen eigentlich völlig übersehene Nahrungsquelle wurde aber auf den feinsten, überall in dem Wasser vorhandenen Detritus hingewiesen. Er ist teils limnoallochthon, teils aber im Wasser selbst — vor allem von den Algen — produziert und demnach autochthon.

---

10) Eine Zusammenstellung ist von H. Lipschütz gegeben unter dem Titel: Die Ernährung der Wassertiere durch die gelösten organischen Verbindungen der Gewässer. Eine Kritik. — Erg. der Physiologie, Wiesbaden 1913.

11) E. Naumann, Über die Ernährungsverhältnisse des tierischen Limnoplanktons. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushalts im Süßwasser. — Lunds Universität. Jahresschrift 1918.

Und hier möchte ich nun an Pütter anknüpfen. Gewiß rührt nämlich dieser letztgenannte Detritus nicht nur von den Überresten abgestorbener Algenzellen her. Es muß vielmehr als sehr wahrscheinlich betrachtet werden, daß ein beträchtlicher Teil desselben auch von den von der produzierenden Fläche der Algen und Flagellaten ausgeschiedenen Assimilaten herrührt, indem sie später im Wasser infolge chemischer Vorgänge ausgeflockt werden und somit in eine Form übergeführt werden, die mit Sicherheit von dem höheren Zooplankton ausgenützt werden kann. Mit einer derartigen Erweiterung dürfte sich u. E. auch die Pütter'sche Theorie viel besser als früher in Übereinstimmung mit sonstigen Tatsachen bringen lassen. Und, ich möchte es nochmals hervorheben, in ihren wichtigsten prinzipiellen Grundlagen wird dadurch die Theorie m. E. kaum beeinträchtigt. Die von Pütter rechnerisch erwiesene Unzulänglichkeit der Nahrung im alten Sinne ist vielmehr experimentell noch mehr pointiert worden, nur die Weise, worin die Produktion wahrscheinlich der Konsumtion zugute kommt, ist einer Revision in Übereinstimmung mit den tatsächlichen Befunden der komparativen Anatomie und Physiologie unterzogen worden. Auch experimentelle Erfahrungen — die ich wiederum bei meinen Arbeiten mit den vegetationsgefärbten Kleingewässern gemacht habe und die in dem folgenden kurz angedeutet werden sollen — sprechen aber für das Berechtigte dieser Revision der vorliegenden Theorie.

3. Die Reaktionsfläche der Urnahrung als Exkretproduzent.

Eigentlich sind wir schon durch die soeben vorgeführten Auseinandersetzungen gerade an diesen Punkt gelangt. Denn wenn die Produktion den Anforderungen der Konsumtion als Nahrung nicht in einer direkten Weise entsprechen kann, so ist dies selbstverständlich auch nicht durch einen Detritus, der nur durch ihr Kollabieren hervorgeht, ermöglicht. Wir müssen deshalb hier gewiß mit einer exkretorischen Tätigkeit der produzierenden Fläche rechnen. Sie dürfte von den Gesichtspunkten der Nützlichkeit in zweierlei Weise näher beurteilt werden können: einerseits von dem Standpunkt der Pflanze selbst, anderseits von dem der Tierwelt.

Pütter hat selbstverständlich besonders auf den letztgenannten Fall hingewiesen. Der erstgenannte ist allen fast völlig unbeachtet geblieben. Er ist aber wahrscheinlich nichtsdestoweniger von einer hervorragenden ökologischen Bedeutung. Wenn nämlich die Pflanze ausnutzbare Nährstoffe — und zwar vor allem Kohlenhydrate — an das Wasser abgibt, so muß ja daraus ein mehr oder minder eingreifender biochemischer Milieuwechsel resultieren, der selbstverständlich eben in den vege-

tationsgefärbten Wasser mit der dort vorhandenen großen Produktionsfläche ein Maximum erreichen muß. Es liegt ohne weiteres auf der Hand, welch eine große Bedeutung dies vor allem für das Bakterienleben des Wassers darstellen muß. Nicht nur quantitativ muß es eine beträchtliche Steigerung aufweisen können, sondern dazu gewiß auch in einer qualitativ spezialisierten Form — man denke z. B. nur an die stickstoffsammelnden Bakterien, die in einem elektrolytenreicheren Gewässer bekanntlich beim Vorhandensein von Kohlenhydraten stets wuchern! —, die wiederum den Urproduktionen zugute kommen kann. Auf Grund derartiger Verhältnisse dürfte man wohl berechtigt sein, von einer sehr komplizierten gegenseitigen Abhängigkeit der verschiedenen Assoziationen dieser Biocönosen zu sprechen. — Was aber diese exkretorische Wirksamkeit der produzierenden Fläche im übrigen für das Leben der in Hochproduktion stehenden Pflanzenwelt bedeutet, läßt sich allerdings noch nicht näher auseinandersetzen. Vielleicht liegt aber hier auch die Lösung des Rätsels, daß so viele Hochproduktionen eine ausgesprochene Speziesreinheit längere Zeiten hindurch aufweisen können: vielleicht hängt es auch hiervon ab — allerdings neben einer Reihe anderer Verhältnisse —, daß die Überproduktion der produzierenden Fläche nicht mit einer dementsprechenden Produktion an höheres Tierplankton korreliert. Hier müßte es sich dann allerdings z. T. um ganz spezialisierte Exkretstoffe handeln, um die Alleinherrschaft der Algen im Wasser zu sichern.

Auf Grund des Gesagten ist somit die Exkretion auch von den als Nährstoffe brauchbaren Verbindungen als für die Pflanze unbedingt nützlich anzusehen. Es ist dann später eine ganz andere Frage, daß sie auch der Tierwelt zugute kommen. Daß die Menge derselben mit der produzierenden Oberfläche steigt, muß als eine erwiesene Tatsache gelten; und daß dies z. T. eben von der Tätigkeit der pflanzlichen Oberfläche als Produzent verwertbarer Exkrete abhängen muß, geht ohne weiteres aus der in geeigneten Versuchen erwiesenen Unzulänglichkeit der Algennahrung an und für sich hervor. Da nun diese Exkrete gewiß zum großen Teil in dem Wasser ausgeflockt werden, so muß selbstverständlich auch der Gehalt an dem staubfeinen Detritus in Proportion mit der vorhandenen Produktionsfläche zunehmen. Leider ist der Nachweis dieser Körper sehr schwer in einer quantitativen Weise zu erbringen. Ich bin aber eben mit den Vorarbeiten hierzu beschäftigt. Rein qualitativ kann aber der Gehalt verschiedener Gewässer an dem aktuellen, vielleicht z. T. auch potentiellen staubfeinen Detritus nach meinen Erfahrungen sehr einfach z. B. durch das Hinzufügen von etwas in destilliertem Wasser gelöstem Gentianaviollet demonstriert wer-

den können. Der staubfeine Detritus tritt dann beim Beobachten einer direkt geschöpften Wasserprobe in einer geeigneten Kammer als intensiv gefärbte, oft fein granulierte Flöckchen von dem Aussehen koagulierender Kolloide hervor. Man kann sich in dieser Weise leicht von dem verschiedenen Gehalt der Gewässer an diesem staubfeinen Detritus überzeugen. Daß dies hierbei eben in den vegetationsgefärbten Gewässern den schärfsten Ausschlag geben wird, ist nach dem oben Angeführten ja nur was man theoretisch erwarten könnte. Es existiert somit innerhalb gewisser Grenzen eine ganz auffallende Proportionalität zwischen produktiver Fläche, Gehalt des Wassers an staubfeinem Detritus und der Frequenz der höheren planktonischen Tierwelt. Vor allem bieten aber die vegetationsgefärbten Gewässer in diesen Beziehungen hierzu lehrreiche Beispiele und eben in dem Stadium der Hochproduktion dürfte das produktionsbiologische Problem der Limnologie in seiner schärfsten Gestaltung vor unsere Augen treten.

* * *

Die oben angeführten Gesichtspunkte zum Beurteilen des biologischen Effekts der vegetationsfärbenden Hochproduktionen bezw. die allgemein-limnologischen Fragen deren Entwicklung u. E. von einer derartigen Auseinandersetzung gefördert werden könnten, müßten wir hier allerdings in erster Linie in einer rein theoretischen Weise behandeln. Schon hierdurch dürfte indessen mehreres an Klarheit gewonnen haben, wenn auch das hier Dargestellte in mehreren Hinsichten sich diskutieren läßt. Selbstverständlich kann auch nur eine experimentelle Forschung auf diese überhaupt sehr neue Frage die endgültige Beantwortung geben. Ich bin deshalb auch seit einiger Zeit mit derartigen Arbeiten in der hier angezeigten Richtung beschäftigt und hoffe deshalb, auch selbst einmal das hier theoretisch Entwickelte durch das empirisch Gefundene ersetzen zu können.

Lund, Bot. Inst. d. Universität, im Dezember 1918.

Neuere Arbeiten über das Integument des Flufspferdes.

Von K. Toldt jun., Wien.

In der Menagerie zu Schönbrunn befindet sich seit mehreren Jahren eine Anzahl Flußpferde (*Hippopotamus amphibius* L.), die dank der Fürsorge der Menagerieverwaltung vorzüglich gedeihen und bereits zweimal eine erfolgreiche Aufzucht aufzuweisen haben. Das gelingt in den Tiergärten nur selten, obgleich Geburten von Flußpferden verhältnismäßig häufig stattfinden. Die Jungen gehen

aber meistens sofort oder nach wenigen Tagen ein. Auch bei den Schönbrunner Flußpferden wurde einmal nach einem unbeobachteten Wurf ein reifes Neugeborenes tot aufgefunden und ein anderes Mal kam es zu einer frühzeitigen Totgeburt. Beide Früchte dieses infolge der vornehmlich amphibiotischen Lebensweise besonders interessanten Säugetiers wurden zwecks eingehender morphologisch-anatomischer Studien konserviert. Bis jetzt liegen einige Arbeiten über die äußere Körperform und namentlich über die Haut abgeschlossen vor; die makroskopischen Untersuchungen wurden vom Berichterstatter[1]), die mikroskopischen von S. v. Schumacher (Innsbruck)[2]) ausgeführt. Nachstehend seien die wichtigsten Befunde, insoweit sie sich auf bisher wenig bekannte Verhältnisse beziehen oder von biologischem Interesse sind, kurz zusammengefaßt.

Das Frühgeborene, das einen normal gebildeten Fetus darstellt, ist ungefähr um die Hälfte jünger ($4^1/_2$ Monate alt) als das Neugeborene (Trächtigkeitsdauer beim Flußpferde etwa 8 Monate) und auch annähernd halb so groß wie dieses (Scheitel-Steißlänge 40 bezw. 84 cm). Beide sind ♂.

Der Fetus zeigt bereits im allgemeinen den äußeren Habitus des Erwachsenen. Von einzelnen Formdetails seien zunächst die der Lippen erwähnt. Diese haben beim Flußpferd wie bei anderen wasserbewohnenden Säugetieren (namentlich bei den Sirenen) eine auffällige, spezifische Form, die ein besonders festes Aneinanderschließen ihrer harten Ränder ermöglicht und zum dichten Abschluß der Mundhöhle unter dem Wasser und zum Ergreifen der aus Wasserpflanzen bestehenden Nahrung geeignet erscheint. Beim Fetus ist diese feste Abschlußmöglichkeit noch nicht vollkommen erreicht, da die Wangenteile der Unterlippe vom Kinnteil derselben jederseits durch einen scharfen Einschnitt abgegrenzt sind; dieser dürfte, worauf Herr Prof. Friedenthal privatim aufmerksam machte, mit der bereits in diesem Stadium hohen Lage der Mundwinkel in Beziehung stehen. Beim Neonatus haben sich die einzelnen Unterlippenteile bereits zu einem dem Oberlippenrand entsprechenden kontinuierlichen Rand vereinigt; strukturell sind sie aber noch erkennbar. — Die Penisscheide öffnet sich nach hinten, bekanntlich.

1) K. Toldt jun., Äußerliche Untersuchung eines neugebornen *Hippopotamus amphibius* L. mit besonderer Berücksichtigung des Integuments und Bemerkungen über die fetalen Formen der Zehenspitzenbekleidung bei Säugetieren. Denkschr. Akad. Wissensch. Wien, 92. Bd., S. 653—707, 1915.

Derselbe. Bemerkungen über einen Fetus von *Hippopotamus amphibius* L. und über einen 9 Monate alten *Elephas maximus* L. Zool. Anz. Bd. 50, S. 65—91, 1918.

2) Siegmund von Schumacher, Über eigentümliche Verhältnisse an den Venen der Ohrmuschel eines neugebornen Nilpferdes. Anat. Anz. Bd. 49, S. 72—81, 1916.

Derselbe. Histologische Untersuchung der äußeren Haut eines neugebornen *Hippopotamus amphibius* L. Denkschr. Akad. Wissensch. Wien, 94. Bd., S. 1—52, 1917.

Derselbe. Bau der äußeren Haut eines Fetus von *Hippopotamus amphibius* L. Anat. Anz. Bd. 51, S. 165—173, 1918.

ein bei den Säugetieren primitiver Zustand. Die Hoden liegen subintegumental. An der Basis der Penisscheide befindet sich jederseits eine rudimentäre aber deutlich erkennbare Zitze. Beim Fetus liegt außerdem nahe vor diesem Zitzenpaar noch ein zweites, schwächeres. Eine ähnliche Lage der Zitzen im Bereiche des Penis kommt z. B. auch beim Nashornhengst, bei manchen Cetaceen, beim Esel und Maultier vor, bei ♂ Pferdeembryonen sind sie sogar nahe an den Rand des Präputiums verlegt. Beim ♂ Rind, beim Schaf und Ziegenbock, bei ♂ Hirschfeten sowie bei einigen Marsupialiern liegen die Zitzen nahe der Basis des Skrotums. Derartige, zunächst im Vergleich zur Zitzenlage bei den ♀ bemerkenswerte Verhältnisse wurden in der zahlreichen Literatur über den Mammarapparat bisher wenig beachtet. — Die Nabelschnur ist beim Flußpferd wie z. B. auch beim Pferd, Rind, Hirsch u. a. mit für die einzelnen Arten charakteristisch geformten epithelialen Wucherungen bedeckt. Beim Flußpferd (vgl. bes. Keibel) sind sie von kugelförmiger Gestalt und von verschiedener Größe, beim Neugeborenen aber durchschnittlich nicht größer als beim Fetus. — Bei letzterem befindet sich am Ende des kurzen, im apikalen Teil seitlich kompressen Plätscherschwanzes ein kleines Schwanzfadenrudiment, eine Bildung, wie sie bei verschiedenen Säugetieren vorkommt und auf eine Reduktion des Schwanzes hinweist (vgl. bes. Bonnet, Anat. Anz. III, 1888). — Die Hufe zeigen in diesen Entwicklungsstadien eine eigenartige, wesentlich andere Form als die des erwachsenen Tieres. In mehr weniger auffallender Weise kommt dies auch in der Entwicklung der anderen Säugetiere vor, ist aber bisher noch wenig bekannt. An Stelle des definitiven Hufes findet sich zunächst eine mit mehr weniger verhornten Lederhautpapillen (Hornsäulchen) durchsetzte Masse, die den ersten Epithellagen der Körperhaut (dem Epitrichium) entspricht und der Zehe im weiteren Entwicklungsverlauf ein beträchtlich verlängertes Aussehen gibt. Dieser als Schutz für die Embryonalhüllen angesehene Erstlingshuf hat beim Flußpferdfetus eine birnförmige Gestalt mit nach vorne umgebogener Spitze. In seinem Innern bildet sich, von dem Zehenendglied ausgehend und apikal fortwachsend, der definitive Huf; dieser schiebt dabei die Hauptmasse des Peronychiums vor sich hin. Die Hufe des Neugeborenen erscheinen sehr lang, weil die definitive Hufform nun bereits ausgebildet, aber noch vom Peronychium bedeckt ist. Dieses wird bald nach der Geburt abgestoßen.

Die Körperhaut des Flußpferdes hat bereits M. Weber im Jahre 1886 eingehend behandelt; die hier zu besprechenden Arbeiten ergaben auf Grund günstigen Materials weitere interessante Befunde. Die kräftigen und annähernd konstanten Faltenbildungen namentlich am Nacken und Hals des Erwachsenen, welche z. T. durch Bewegungen des Tieres, z. T. durch die Formbeschaffenheit

der darunter befindlichen Weichteile bedingt werden, sind im allgemeinen bereits beim Fetus vorhanden und zeigen im Zusammenhang mit den Verhältnissen beim Neugeborenen die Art ihrer allmählichen Ausbildung und ihrer mechanischen Beanspruchung. Außerdem befinden sich beim Neugeborenen allenthalben an der Hautoberfläche Runzelbildungen, die stellenweise regelmäßige Ornamente bilden und größtenteils gleichfalls auf Körperbewegungen zurückzuführen sind. Beim Fetus sind sie noch nicht vorhanden, da die Haut noch wenig gefestigt erscheint. Anderseits sind sie beim Erwachsenen nicht so deutlich wie beim Neugeborenen, weil sie durch die starke Oberflächenverhornung der Haut mehr weniger verwischt werden; beim Neonatus ist die Hornschicht dagegen, abgesehen vom mittleren Teile der Sohlen, noch nicht ausgebildet. Das frühzeitige Auftreten der Bewegungsfalten und -runzeln in der Ontogenie spricht, wie es auch bezüglich der Fußsohlenhaut des Menschen, für gewisse Furchenbildungen der Elefantenhaut u. s. f. gilt, dafür, daß sie bereits erblich fixiert sind. — Die hauptsächlich die große Stärke und Dicke der Flußpferdhaut bedingende Lederhaut zeigt ähnlich wie bei *Manatus* in ihrem größten Anteil eine so regelmäßige Durchflechtung der Faserbündel, daß sie in dieser Beziehung einem künstlichen Gewebe kaum nachsteht. — Bezüglich der vornehmlich auf das Wasserleben zurückzuführenden Spärlichkeit der Behaarung läßt eine Stelle jederseits im Mundwinkel, wo noch feine Härchen mit stärkeren untermischt dicht beisammen stehen, erkennen, wie die Reduktion des Haarkleides allmählich vor sich gegangen ist. Die im Mundwinkel von den Wasserströmungen geschützte dichte Behaarung löst sich beim Übertritt auf die freie Wange zunächst in größere, dann in kleinere Haargruppen auf und schließlich bleiben nur die einzelnen verhältnismäßig weit voneinander stehenden Haare erhalten, ein Zustand, wie er auch an der übrigen Körperhaut besteht. Diese Haare sind beim neugeborenen Flußpferd nicht einfache Fellhaare (ohne Blutsinusse im Balge), wie sie am Lande hauptsächlich als Wärmeschutz dienen, sondern, wie bereits Weber feststellte, Haare mit mehr weniger deutlich entwickelten Bluträumen, also Tasthaare. Das wurde in neuerer Zeit auch für die wasserbewohnenden Cetaceen und Sirenen nachgewiesen; gleichzeitig fehlen die Talgdrüsen oder sind (bei den Sirenen) eine rudimentäre vorübergehende Erscheinung in der Entwicklung. Beim Flußpferdfetus sind diese Haare noch nicht sinuös. Als eine Folge des Ausfalles der Schutzhaare dürfte, wie auch beim Elefanten, bei den Cetaceen, Sirenen u. a., die mächtige Ausbildung der Epidermis anzusehen sein. Zu ihrer Ernährung und zum besseren Zusammenhalt mit der Lederhaut, dem auch infolge der Mangelhaftigkeit der Behaarung ein wesentlicher Faktor abgeht, sind die Lederhautpapillen sehr reichlich und lang entwickelt. Ihre Länge steht im

direkten Verhältnis zur Dicke der Epidermis. An Stelle der sonst hauptsächlich als Pigmentspeicher dienenden dichten Behaarung ist, wie z. T. auch bei den eben genannten Tieren, die Epidermis reich pigmentiert. — Bezüglich der Behaarung sei noch bemerkt, daß die zahlreichen kräftigen Haare an dem auffallend breiten (hohen), größtenteils nach vorne gerichteten Oberlippenteil zwischen Nasenregion und Oberlippenrand bei genauerer Betrachtung eine streng bilateral-symmetrische Anordnung zeigen, ein Beweis, daß dieser Behaarungsbereich den Oberlippenvibrissenfeldern anderer Säugetiere entspricht; das kommt hier nur infolge der eigenartigen Lippenform nicht deutlich zum Ausdruck. — Eine weitere Anpassung an das Wasserleben bedeuten die unabhängig von den Haaren allenthalben am Körper verstreuten Hautdrüsen, die früher vielfach als „blutschwitzende" Schweißdrüsen gedeutet wurden. Es handelt sich hier um eine für die äußere Haut ganz neue Drüsenform vom Bau der mukösen Speicheldrüsen, wie sie sonst nur an Schleimhäuten vorkommen. Bei dem vorzugsweisen Aufenthalt des Flußpferdes im Wasser ist eine Schweißsekretion überflüssig geworden und statt ihrer wird von den genannten eigenartigen Drüsen ein rotes, schleimiges Sekret ausgeschieden, das die Haut vermutlich vor dem wechselnden Einfluß von Wasser und Luft schützt (vgl. a. Weber). — Gegenüber diesen an das Wasserleben angepaßten Verhältnissen der allgemeinen Körperhaut hat die Haut der Ohrmuscheln bemerkenswerterweise den Charakter der Haut von Landbewohnern noch nahezu bewahrt. Denn hier kommen auch Knäueldrüsen (Schweißdrüsen) und Fellhaare mit Talgdrüsen vor; an der schwach behaarten Außenseite fehlen die Schleimdrüsen. Außerdem finden sich noch um die Basis der Ohrmuscheln herum Haargruppen. Diese Unterschiede gegenüber der allgemeinen Körperhaut sind vielleicht darauf zurückzuführen, daß das Flußpferd im Wasser die Ohrmuscheln gewöhnlich über den Wasserspiegel herausstehen läßt; die Einwirkung des Wassers ist daher hier noch nicht recht in Erscheinung getreten. — Außerdem weisen in der Ohrmuschel des Flußpferdes (in der Nähe des freien Randes) auch die Venen eigenartige Verhältnisse auf, die, wie bei anderen Säugetieren andere Einrichtungen daselbst, wohl zur Verhinderung von Stauungen im Venensystem dienen. — Die histologische Untersuchung der Flußpferdhaut gab vielfach auch Gelegenheit zur Stellungnahme gegenüber allgemeinen, das Säugetierintegument betreffende Fragen.

Anschließend sei hier noch erwähnt, daß die Oberfläche der Haut der jungen und erwachsenen Flußpferde in unseren Tiergärten vielfach dunkle Flecke sowie Warzen oder Sprünge mit wuchernden Rändern aufweist; über diese Bildungen herrscht, wie sich aus der Literatur ergibt, vielfach noch Unklarheit, obgleich

sie von einzelnen Autoren gelegentlich richtig gedeutet wurden. In beiden Fällen handelt es sich keineswegs um typische Erscheinungen, sondern in ersterem Falle um lokale Niederschläge des roten Sekretes rings um die Mündungen der Schleimdrüsen, im zweiten Falle um pathologische, akanthomähnliche Wucherungen der Epidermis in verschiedenem Ausbildungsgrade. Diese scheinen hauptsächlich dann aufzutreten, wenn die Tiere zu wenig Gelegenheit haben, ins Wasser zu gehen, also aus Feuchtigkeitsmangel, vermutlich auch durch Unreinlichkeit begünstigt. In solchen Warzen wurden Nematoden eingebohrt gefunden; sie dürften nur als sekundäre Eindringlinge an rissigen Stellen der Haut und nicht als die Erreger der Wucherungen anzusehen sein. Die Untersuchungen über diese Verhältnisse sind noch nicht abgeschlossen.

Bei dieser Gelegenheit sei noch die eigenartige Anordnung der Haare am Rüssel des indischen Elefanten erwähnt, über die auch in einer dieser Arbeiten berichtet wurde. Entlang der Ränder der Rüsselunterseite stehen die Haare, wie besonders deutlich beim Fetus zu sehen ist, in einer Reihe von einzelnen hintereinanderliegenden kleinen Gruppen. Im apikalen, in der Ruhe eingerollt gehaltenen Teile des Rüssels hört diese Behaarung jedoch auf, während die Umgebung des Rüsselendes wieder, und zwar ziemlich stark behaart ist. Das hängt vermutlich damit zusammen, daß der apikale Teil der Rüsselunterseite bei der mannigfachen Betätigung des Rüssels als Greiforgan besonders stark in Anspruch genommen ist, weshalb die Haarentwicklung hier unterdrückt wurde und bereits beim Fetus nicht mehr zur Ausbildung gelangt. Vielleicht kommt dabei auch der Druck infolge der Einrollung in Betracht. Daß anderseits das Rüsselende stark behaart ist, dürfte darauf zurückzuführen sein, daß hier die Tastfunktion von besonderer Wichtigkeit ist.

Von den beiden Flußpferdfrüchten wurden auch Röntgenaufnahmen hergestellt und mit einer solchen eines Elefantenfetus verglichen. Sie zeigen namentlich den Entwicklungsgrad und die topographischen Verhältnisse des Skeletts. Am Elefantenfetus fällt besonders auch die noch relativ beträchtliche Größe der Gehirnkapsel auf; die Pneumatizität des Schädeldaches ist noch nicht ausgeprägt.

Versuche und Freilandforschungen zur Mimikryhypothese.

Von **Franz Heikertinger**, Wien.

I. Akuleate Hymenopteren als Spinnenbeute.

Unter den Fällen von Mimikry ist die „Nachahmung" von stechenden Hautflüglern, von Wespen und Bienen, eine allbekannte Erscheinung. Der Giftstachel der akuleaten Hymenopteren gilt als gefährliche Waffe, um dessentwillen seine Träger von den Insektenfeinden gemieden werden. Die täuschende Ähnlichkeit mit diesen Gemiedenen läßt — der Hypothese nach — auch den „Nachahmer" Schutz genießen.

Es ist selbstverständlich, daß eine Mimikryannahme nur dann gerechtfertigt sein kann, wenn das nachgeahmte Modell selbst Schutz genießt, selbst von den Feinden seiner Sippe gemieden wird. Läßt sich dieser Schutz nicht nachweisen, dann fehlt für eine Mimikryannahme die wissenschaftliche Begründung. Läßt sich nachweisen, daß die Modelle selbst schutzlos sind und den Feinden zur Beute fallen, dann ist die Mimikryannahme als Irrtum erwiesen.

Ich will ein Kapitel aus dem Problem der schützenden Nachäffung stechender Hautflügler, der Sphekoidie, wie A. Jacobi in seinem zusammenfassenden Werke über die Mimikry[1]) die Erscheinung genannt hat, herausgreifen und das Verhältnis der stechenden Hautflügler zu den Arachniden untersuchen. Zur Beleuchtung der in der zeitgemäßen Biologie gangbaren Anschauungen gebe ich Jacobi das Wort.

(S. 81.) „Für die erwachsenen Weibchen dieser Familien (d. i. der Aculeata oder Stechimmen, nämlich der Apiden, Vespiden, Sphegiden, Pompiliden, Scoliiden u. s. w.) kommen als Feinde im ganzen nur die Radspinnen und einige wenige Vögel in Betracht; erstere wagen sich aber nicht an die in ihre Netze geratenen heran, sondern lassen sie schleunigst durch Abbeißen von Fäden frei . . ."[2])

1) Mimikry und verwandte Erscheinungen. Braunschweig 1913, Fr. Vieweg & Sohn.

2) Vgl. auch F. Doflein, Das Tier als Glied des Naturganzen (Hesse und Doflein, Tierbau und Tierleben. Bd. II, Leipzig, 1914), S. 174: „Wenn Tiere in das Netz geraten, welche als Beute für die Spinnen zu groß und stark sind, so eilt die Spinne geschäftig herbei und beißt selbst die Fäden ab, in welchen das Tier hängen blieb. So beschleunigt sie selber die Befreiung der unwillkommenen Beute. Das ist stets der Fall, wenn solche Insekten in das Netz geraten sind, welche über Giftstacheln oder mit Giftdrüsen versehene Beißwerkzeuge verfügen." Diese Angabe findet sich übrigens bereits bei O. Herman (Ungarns Spinnenfauna. Bd. I, Budapest 1876, S. 78), auch hier aber nur als unbelegte Behauptung. Eine Schilderung konkreter Einzelfälle fand ich nicht.

Über die „wenigen Vögel" gedenke ich andernorts zu sprechen[3]). Hier mag Jacobi's Behauptung bezüglich des Benehmens der Spinnen gegenüber Stechimmen an Tatsachenmaterial beleuchtet werden.

Die Behauptung ist nicht zutreffend.

Ich führe im Folgenden Sätze aus einem Buche vor, das einen Spinnenkenner, der den Mimikrylehren zustimmend gegenübersteht, zum Verfasser hat[4]).

(S. 49.) „Oft kann man hören, wenn eine Wespe oder Biene sich im Netze fange, so suche die Spinne die Fäden zu lösen, und lasse sie frei. Dem ist aber nicht so. Manchmal töten sie sich im wilden Kampfe gegenseitig . . . Mehr als einmal war ich Zeuge, wenn sich eine Wespe gefangen hatte, daß die Spinne den Sieg davontrug; das Schauspiel ist sehenswert. Das einemal schien sich die Spinne der Gefährlichkeit der Lage wohl bewußt zu sein: sie hielt sich vorsichtig von beiden Enden der Wespe fern und faßte ihre Beute am Flügel, den sie unten befestigte. Dann näherte sie sich dem Körper des Opfers immer mehr, obwohl die Gefangene beständig mit ihrem dolchartigen Stachel drohte. Aber das half der Wespe nichts; die Todfeindin kroch wie ein schleichender Panther noch näher heran, bis sie ihre Fänge im Wespenleib, da wo die Flügel angewachsen sind, versenken konnte. Von dem Gift der überlegenen Feindin gelähmt, gab die Wespe nach einigen Zuckungen den Kampf auf. Darauf schleppte die Spinne die Wehrlose in den versteckten Winkel ihrer Höhlung, um sie dort ungestört verspeisen zu können . . ."

Soweit Ellis.

Ein französischer Beobachter, H. du Buysson[5]), berichtet über das Verhalten einer „grosse araignée" — den Namen nennt er nicht — folgendes:

„Eine große Spinne hatte zwischen zwei Gitterpfählen ihr Netz gespannt . . . Einige Augenblicke später (d. h. nachdem sie eine

3) Vorläufige Angaben hierüber finden sich in meinen Abhandlungen: Die Bienenmimikry von Eristalis. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie. Bd. XIV., 1918, S. 1—5, 73—79. — Die Wespenmimikry der Lepidopteren. (Zugleich eine Darstellung des Mimikryproblems im allgemeinen.) Verhandlgn. d. zool.-bot. Gesellsch. Wien, 68. Bd., 1918, S. (164)—(194). — Die metöke Myrmekoidie. Tatsachenmaterial zur Lösung des Mimikryproblems. Biolog. Zentralbl., Bd. 39, 1919, S. 65. — Die Insektennahrung des Grauen Fliegenfängers (*Muscicapa grisola*) im Lichte der Schutzmittelhypothese. Österr. Monatschrift f. naturwissensch. Fortbildung. XIV. Jhrg., 1919.

4) R. A. Ellis, Im Spinnenland. Aus dem Englischen deutsch von M. Pannwitz. Verlag d. Deutschen Lehrervereins f Naturkunde (K. G. Lutz). Stuttgart 1913.

5) Les chasses d'une Araignée. Revue scientif. du Bourbonnais. XVII. 1904, p. 135.

kleine Fliege ausgesaugt hatte) gab ich ihr eine lebende Biene; die Spinne stürzte sich sofort auf sie, aber, bis auf etliche Zentimeter nahe gekommen, hielt sie erschreckt inne: sie hatte in ihrer Gefangenen eine Feindin erkannt, die fähig war, sich mit ihrem furchtbaren Stachel zu verteidigen. Nun mußte sie mit Klugheit handeln. Sie wartete einen günstigen Augenblick ab, um die Biene auf dem Rücken zu packen und durchbohrte sie mit ihren Kieferklauen. Der Druck veranlaßte das Einfließen des Giftes in die Wunde, die verwundete Biene starb augenblicklich. Die Spinne versuchte sie in ihren Schlupfwinkel zu schleppen, aber die Beute hatte sich so verstrickt, daß die Fäden sie überall zurückhielten. Die Spinne zögerte nicht, die Fäden abzubeißen, kam aber gleich zurück (reviendra), um den Schaden auszubessern."

In dieser gegen Ende etwas unklaren Schilderung ist allerdings von einem Abbeißen der Fäden die Rede. Aber dieses Abbeißen erfolgte offenbar lediglich zu dem Zwecke, um die Beute loszubekommen und in den Schlupfwinkel schleppen zu können. Der Beobachter erwähnt nirgends, daß die Beute aus dem Netz geworfen worden wäre — wie dies seitens derselben Spinne mit anderen Tieren, einer Baumwanze und einer Raupe, geschah und vom Berichterstatter ausdrücklich erwähnt wird —, sein „reviendra" besagt vielmehr, daß die Spinne — offenbar nach Unterbringung der Beute in ihrem Schlupfwinkel — „wiedergekehrt" sei.

Ich selbst habe mit Honigbienen, *Apis mellifica*, und Kreuzspinnen, *Araneus diadematus* (*Epeira diademata*) Versuche angestellt. Nachstehend ein kurzgefaßter Bericht über zwei derselben.

Mitte September, Spätnachmittag. Eine Kreuzspinne hat an einer nischenartig vertieften Mauer ein Netz gesponnen. Ich fange eine blütenumschwärmende Biene, betäube sie durch einen schwachen Druck (von dem sie sich übrigens bald erholt) und hänge sie der Spinne ins Netz. Die Manipulation gelingt nicht sofort und mein Hantieren veranlaßt die Spinne zur Flucht an die Mauer. Wie die Biene festhängt, jage ich die Spinne zurück. Sie bleibt eine kurze Weile ruhig nahe der Biene stehen, dann geht sie auf die sich schwach Bewegende zu, berührt sie mit den Vorderbeinen, befestigt mit dem Hinterleibe Fäden an ihr, dreht sie herum, so daß die Biene bald in Fäden eingewickelt wie in einer Hängematte hängt, stellt sich hochbeinig über die Biene, läßt unablässig das breite Bündel Fäden aus ihren Spinnwarzen treten, dreht die Biene herum, bis diese einem umsponnenen Bündel ähnelt, schlägt ihre Kiefer in die Biene und beginnt sie auszusaugen. Kein Zeichen von Furcht ist im Benehmen der Spinne, kein Versuch eines Fädenabbeißens und Befreiens der Biene. Die letztere wurde in derselben Weise als Beute behandelt wie etwa eine große Fliege und wurde in gewohnter Weise bezwungen.

Vielleicht war dieser Versuch wenig beweisend, da ja die Biene leicht betäubt war. Da es mir an Ort und Stelle nicht gelang, eine von den unbetäubten, fahrigen Bienen im Netze zu befestigen, nahm ich Kreuzspinnen — und zwar andere Exemplare als das in obgeschilderter Beobachtung erwähnte Tier — mit nach Hause. Sie spannen in großen Zuchtgläsern Gewebe und wurden mit Fliegen ernährt. Nach etlichen Tagen reiche ich einer der Spinnen eine eben gefangene Arbeitsbiene. Die Biene, von mir mit der Pinzette an einem Hinterbein gehalten, summt laut und schlägt mit den Flügeln. Ich fühle die starke Zugluft des Flügelschlags sehr deutlich, sobald ich sie meinem Gesicht nähere. Die Spinne weicht vor der ihr genäherten Biene nicht zurück. Sie schlägt mit den Vorderbeinen nach ihr. Ich lasse die Biene los. Diese verhängt sich leicht in den Fäden. Im nächsten Augenblicke ist die Spinne auf sie losgestürzt und schlägt ihre Kiefer in die Seiten des Thorax der Biene. Die Biene summt, strampelt verzweifelt, sucht zu stechen. Doch die Spinne hat sie geschickt so gefaßt, daß ihr Hinterleib die Spinne nicht erreichen kann. Ein Augenblick genügt, Fäden an der Biene zu befestigen. Die Spinne läßt einen breiten Strom derselben aus ihrem Hinterleib quellen. Die Bewegungen der Biene werden matter. Nach etwa einer Minute läßt die Spinne ihr Opfer los, dreht es mit den Beinen um eine wagrechte Achse und wickelt es in die Seide ihrer Spinndrüsen. Nach einer Anzahl von Umdrehungen ist die Biene eine reglose, umwickelte Puppe, und die Spinne beginnt sie auszusaugen.

Um festzustellen, ob dieser Vorgang Regel sei, nehme ich der Spinne die Biene, an der sie etwa eine Viertelstunde gesaugt hat, sachte weg, nehme eine frische, ebenso ärgerlich summende, flügelschlagende Biene an einem Hinterbein an die Pinzette und reiche sie der Spinne. Diese flieht nicht, sondern sucht sich sofort der Biene zu bemächtigen. Ich lasse letztere los. Die Spinne faßt sie, behängt sie rasch mit Fäden, wobei sie die Biene mit den Beinen von ihrem Leibe entfernt hält. Während der Hinterleib der Biene von der Spinne weg nach außen steht, behängt diese ihr Opfer unablässig mit Fäden. Dann wickelt sie die hängende Biene einige Male herum, wobei der Körper der letzteren stets weit genug vom Spinnenleibe entfernt bleibt. Nach etwa zehn Sekunden ist die Biene eingehüllt. Nun schlägt die Spinne ihre Kiefer in den Halsschild des Opfers. Die Abwehr der Biene wird schwächer und schwächer. Nach etwa fünf Minuten hängt sie regungslos eingehüllt in Fäden.

Und wieder nehme ich der Spinne die Biene weg und halte ihr eine dritte, frische, summende Biene vor. Sie schlägt ihre Kiefer sofort hinter dem Kopf in die Biene, behängt sie mit Fäden,

wirbelt sie etlichemale herum. Nach etwa zehn Sekunden ist auch diese Biene ein hilfloser Knäuel, der sich nach etwa einer Minute nicht mehr regt und über den sich die Spinne zum Mahle hermacht.

Das Versuchsergebnis ist beweisend: Ein Tier, das in einem Zeitraum von nicht ganz dreißig Minuten nacheinander drei völlig frische Arbeitsbienen mit Leichtigkeit in je etwa zehn Sekunden überwältigte, das weder Furcht noch besondere Vorsicht, sondern lediglich eine selbstsichere Geschicklichkeit zeigte — ein solches Tier entspricht in keiner Weise dem Bilde, das uns Jacobi von der Immenfurcht der Spinnen zeichnet, ein solches Tier kann nicht das Werkzeug der Herausbildung einer akuleatennachahmenden Mimikry durch natürliche Auslese gewesen sein.

Die Abwehr eines möglichen Einwandes sei hier eingeschaltet. Es mag bei einem Versuche vorkommen, daß eine Spinne vor einer vorgehaltenen Biene oder Wespe die Flucht ergreift. Dieses Ergebnis hat für denjenigen, der Experimente solcher Art öfter durchgeführt hat, weder etwas Verwunderliches noch etwas Beweisendes. Gar nicht selten ergreifen nämlich Spinnen aus unerkennbaren Ursachen die Flucht vor einer ihnen vorgehaltenen Schmeißfliege, ja einer kleinen Stubenfliege. Eingezwingerte Versuchstiere sind unberechenbar; sie lehnen aus unerfindlichen Gründen zuweilen Tiere ab, die erfahrungsgemäß ansonsten ihre Normalnahrung bilden.

Gleichsinnige Ergebnisse lieferten Beobachtungen und Versuche, die mein verehrter Freund Prof. Dr. Josef Fahringer unternahm. Seinen Notizen, für deren freundliche Überlassung ich ihm auch an dieser Stelle herzlich Dank sage, entnehme ich folgende Daten:

1. Beobachtungen und Versuche mit *Araneus diadematus* ♀, durchgeführt vom 2. bis 16. September 1912 bei Melk in Niederösterreich. Die Spinne bewältigte folgende Hymenopteren:

Apis mellifica ☿,
Bombus lapidarius ♀,
Bombus terrester ♂♀,
Bombus variabilis ♀,
Vespa silvestris ♂☿,
Vespa germanica ♀☿,
Vespa rufa ☿,
Odynerus parietum ♀,
Pompilus viaticus ♀.

Die Auswahl umfaßt u. a. sehr kräftige Tiere (z. B. die *Bombus*-Arten). Von besonderem Interesse ist der Fang der Weg-

wespe *Pompilus viaticus*, die, selbst ein Spinnentöter[6]), der Kreuzspinne ins Netz geraten, eingewickelt und ausgesaugt worden war.

2. Beobachtungen und Versuche mit *Argiope Bruenichii* ♀, durchgeführt im Juli 1915 bei Pola in Istrien. Die Spinne überwältigte:

Apis mellifica ☿,
Bombus variabilis ☿,
Bombus confusus ☿,
Bombus agrorum ♀,
Vespa rufa ♂,
Polistes gallicus ♀.

3. Beobachtungen an *Argiope lobata* ♀, am 25. August 1916 bei Pola in Istrien. Die Spinne fing und tötete:

Vespa crabro ♂,
Vespa vulgaris ☿.

Daß eine Spinne ein ins Netz geratenes Hymenopteron durch Abbeißen der Fäden befreit hätte, hat der Beobachter nie gesehen, obgleich viele der genannten Hautflügler hinsichtlich Größe und Kräftigkeit wenig zu wünschen übrig lassen.

Auch in der Literatur — in welche ich allerdings nicht mit Gründlichkeit eindrang — ist mir ein Fall von Befreiung eines Akuleaten um der Furcht vor seinem Stachel willen nicht aufgestoßen. R. Shelford[7]) berichtet allerdings über etliche Versuche, die er mit der Radspinne *Nephila maculata* auf Borneo unternahm und bei welchen diese Spinne fünf Exemplare der kleinen Biene *Trigona apicalis* und ein Exemplar von *Trigona lacteifascia* kurzerhand aus dem Netze warf. Aber dieselbe Spinne warf auch unbestachelte *Hemiptera* und *Lepidoptera* aus dem Netz und bewies durch längeres Versuchen einer *Trig. lacteifascia*, daß sie die Bienchen nicht fürchtete, sondern daß ihr dieselben aus einem anderen Grunde nicht zusagten.

Die bis nun vorgeführten Tatsachen betrafen Netze bauende Spinnen. Man könnte bezüglich dieser geltend machen, diese Spinnen besäßen in ihren Netzen und Spinndrüsen, die eine rasche Fesselung und Wehrlosmachung des gefangenen Opfers ermöglichen, wirksame Werkzeuge zur Überwindung der Beute, Werkzeuge, die ihnen erlaubten, auch den Kampf mit stacheldrohenden Hautflüglern aufzunehmen.

Indes lehrt die Erfahrung, daß auch Spinnen, die ohne Netz jagen, den Kampf mit Hautflüglern durchaus nicht scheuen, ja daß gewisse, insbesonders blütenbewohnende Gruppen sogar der Immen-

6) Die *Pompilus*-Arten versorgen bekanntlich ihre Nachkommenschaft ausschließlich mit stichgelähmten Spinnen.

7) Trans. Ent. Soc. Lond. 1906, p. LXIV.

und Fliegenjagd angepaßt sind. Ich gebe einem der besten deutschen Spinnenkenner, zugleich einem überzeugtem Verfechter der Mimikrylehre, Prof. Friedrich Dahl, das Wort[8]).

(S. 84.) „Als Blütenbesucher spielen die Hymenopteren eine wichtige Rolle und da diese z. T. durch einen gefährlichen Giftstachel ausgezeichnet sind, können nur kräftige Spinnen diese gefährliche Jagd betreiben. Nur Krabbenspinnen sind es, und zwar fast nur Verwandte von *Misumena*, da besonders die Arten dieser Familie an der Unterseite der Vorderbeine mit Reihen kräftiger Stacheln versehen sind und deshalb die Fähigkeit besitzen Bienen zu bewältigen. Sie wissen den Hinterleib der Biene immer so zu halten, daß der Stachel nach außen sticht und den Angreifer nicht trifft . . .“

Prof. Fahringer[9]) schildert den Vorgang einer solchen Jagd, die er im Belgrader Wald bei Konstantinopel beobachtete, näher.

„Bunte Fliegen . . . senken ihre Rüssel in die weißen Blüten (von *Sambucus ebulus*) . . ., auf einzelnen dieser Blüten sitzt die erbsenkorngroße, weißgefärbte Spinne *Thomisus albus*, die selbst ein scharfes Auge kaum wahrnimmt . . . Hier beobachtete ich auch, wie diese kleine Spinne eine große, kräftige Pelzbiene (*Antophora magnilabris*) überwältigte. Während die Biene ihren Rüssel in die Blüte senkte, faßte die Spinne mit den beiden vorderen Beinen den Kopf der Biene und bewegte sich langsam nach rückwärts. Die Biene leistete, ohne sich in ihrer Arbeit stören zu lassen, durch Anstemmen mit den Beinen Widerstand. Zwischen Kopf und Halsschild wurde, infolge der Anstrengung beider, einen Augenblick die zarte weiße Verbindungshaut sichtbar, die diese Körperteile verbindet. Blitzschnell senkt die Spinne ihre Kieferklauen an dieser Stelle ein und ein Zucken des großen Körpers verrät den Tod des Opfers.“

Den mir freundlichst zur Verfügung gestellten Notizen des genannten Beobachters entnehme ich folgende weitere Angaben über Blütenspinnen:

1. Beobachtungen an *Thomisus albus*; die ersten vier Beobachtungen im Juli 1912 im Belgrader Wald bei Konstantinopel, die fünfte im August 1912 bei Eski-Chehir in Kleinasien. Die Spinne fing und tötete:

Antophora (*Podalirius*) *magnilabris* ♀ (siehe die vorangehende Schilderung),

8) Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere unter besonderer Berücksichtig. d. Lebensweise. I. Jena. 1913.

9) Eine wissenschaftliche Studienreise nach der europäischen Türkei und nach Kleinasien. Jahresbericht d. k. k. II. deutschen Staatsrealschule, Brünn, 1912, S. 15.

Bombus pratorum ♀,
Andrena Hattorfiana ♂,
Apis mellifica ♀,
Crabro pellarius ♀.

Die Arten sind durchwegs ansehnliche Tiere.

2. Beobachtungen an *Misumena vatia*, im August 1913, Acdos Dagh am Bosporus. Die Spinne erbeutete:

Andrena flavipes ♀,
Halictus calceatus ♂,
Halictus tumulorum ♀,
Apis mellifica ♀,
Megachile centuncularis ♂.

Apis und *Megachile* sind kräftige Arten.

L. Biró[10]) erwähnt gelegentlich, daß er eines Augustnachmittags die Spinne *Misumena vatia* Cl. auf einer Umbellifere eine Honigbiene verzehren sah.

Ich selbst beobachtete auf xerothermen Kalkhügeln nächst Mödling bei Wien schon in den ersten sonnigen Apriltagen die gelbe *Misumena calycina* (*vatia*) auf den gelben Blüten von *Potentilla incana* (*arenaria*), wie sie Apiden (*Halictus*, *Andrena*) aussog.

Was erdlebende Spinnen — die allerdings für den Fang von Hautflüglern und ihren Mimetikern weniger in Betracht kommen — anbelangt, so hat der französische Forscher J. H. Fabre belangreiche Versuche über ihr Verhalten gegenüber Akuleaten angestellt und in seiner provençalisch lebendigen Weise hierüber berichtet. Ich entnehme seinen Darstellungen Folgendes.

Fabre bespricht die Erdlöcher, die eine Wolfsspinne, die schwarzbäuchige Tarantel (*Lycosa narbonensis*), im dürren, steinigen Gelände Südfrankreichs baut. Er schildert den Fang dieser Wolfsspinne[11]).

„Ich versehe mich mit einem Vorrat lebender Hummeln und setze jedesmal eine davon in ein Fläschchen, dessen Hals weit genug ist, um die Mündung der Erdröhre zu umschließen. Nun stülpe ich das Gefäß mit der Mündung nach unten über das Loch. Der kräftige Hautflügler fliegt zunächst unter lebhaftem Summen in seinem gläsernen Gefängnis umher; dann gewahrt er den Erdbau, der dem von seiner eigenen Familie benutzten ähnelt, und begibt sich ohne langes Zögern hinein. Dies bekommt ihm übel: während er hinunterseigt, kommt die Tarantel nach oben, und in dem senkrechten Schacht treffen beide zusammen. Ein paar Sekunden lang vernimmt das Ohr des Beobachters eine Art Todesgesang: es ist

10) Kommensalismus bei Fliegen. Termeszetrajzi Füzetek. XXII. 1899, S. 203.

11) Souvenirs entomologiques. Deutsch in „Bilder aus der Insektenwelt", 1. Reihe („Der Biß der Tarantel"). Stuttgart, Kosmos-Verlag, S. 114—117.

das Sausen der Hummel, die sich gegen den ihr zuteil werdenden Empfang verwahrt. Hierauf plötzliche Stille. Das Fläschchen wird nun weggenommen und die Hummel mit einer Pinzette mit langen Armen herausgezogen. Aber sie ist unbeweglich, tot, mit heraushängendem Saugrüssel; irgendein schreckliches Drama muß sich abgespielt haben. Die Tarantel, die eine so reiche Beute nicht fahren lassen will, folgt . . . Mißtrauisch macht die *Lycosa* mitunter kehrt, allein es genügt, die Hummel vor ihrer Schwelle oder sogar ein paar Zoll weit entfernt davon liegen zu lassen, um sie bald wieder erscheinen zu sehen. Dann verläßt sie ihre Festung und kommt kühn hervor, um ihre Beute wieder zu ergreifen."

Die Tarantel ist ein geschickter Jäger; sie führt so rasch als möglich den Tod des Opfers herbei, der die Angreiferin vor der Gegenwehr der Angegriffenen sicherstellt. Denn ihr Wild ist kräftig und nicht immer besonders friedfertig.

„Die großen Heuschreckenarten mit starken Kiefern, Wespen, Bienen, Hummeln und andere Träger vergifteter Dolche geraten von Zeit zu Zeit in ihren Hinterhalt. Dann entspinnt sich ein Zweikampf mit beinahe gleichen Waffen . . . Der Kampf findet Körper an Körper statt und die Tarantel verfügt über kein Verteidigungsmittel zur Nachhilfe: keine Schlinge, um das Opfer zu fesseln, keine Falle, um es zu bändigen . . . Ihr stehen bloß ihre Verwegenheit und ihre Giftklauen zu Gebote; sie muß sich auf das gefährliche Wild stürzen, es durch ihre Gewandtheit meistern und es dann auf irgendeine Weise blitzartig töten.

„Blitzartig töten ist das rechte Wort: die Hummeln, die ich aus dem verhängnisvollen Loch hervorziehe, beweisen es. Wenn das scharfe Brausen, das ich den Todesgesang nannte, aufhört, so mag ich noch so rasch meine Pinzette hineinstecken — stets ziehe ich das Insekt bereits tot, mit herausgestrecktem Saugrüssel und schlaffen Beinen hervor. Der Tod muß sofort eingetreten sein. Wie kommt es nun, daß die Tarantel selbst den größten Hummelarten (*Bombus hortorum* und *B. terrestris*) gegenüber, jedesmal den Sieg davonträgt und noch dazu in so überaus kurzer Zeit? . . . Man müßte den Kampf der beiden Gegner direkt beobachten, und ich bringe zu diesem Zweck je eine Tarantel und eine Hummel zuerst in einer Flasche und dann in einem kleinen Reagensglas, das eigentlich nur für eines der beiden Tiere Platz gewährt, unter, allein in keinem Fall kommt es zu einer Entscheidung. Die außerhalb ihres Erdloches furchtsame Tarantel verweigert den Kampf, und die sonst so unbesonnene Hummel erdreistet sich doch nicht, ihn anzufangen . . . Es ist nötig, an die Stelle der Hummel, die in die Erdröhre eindringt und dadurch ihr Ende meinen Blicken entzieht, einen anderen Gegner zu bringen, der nicht geneigt ist, sich unter die Erde zu begeben. Augenblicklich ist im Garten,

auf den Blüten des Muskateller-Salbeis (*Salvia sclarea*), massenhaft einer der stärksten und größten Hautflügler meiner Gegend zu finden: die violettflügelige Holzbiene (*Xylocopa violacea*). Sie übertrifft die Hummel an Größe, ihr Stich ist abscheulich und ruft beim Menschen eine noch lange schmerzende Geschwulst hervor, wie ich aus eigener Erfahrung versichern kann . . . Ich setze immer je eine Holzbiene in ein Fläschchen mit so großer Öffnung, daß diese die Mündung der Erdröhre zu umschließen vermag . . . Das Fläschchen mit einer Holzbiene als Köder wird über die Röhrenöffnung der auserwählten Tarantel gestülpt . . .“

Die meisten Taranteln greifen nicht an.

„Endlich wird meine Geduld durch einen Erfolg belohnt: eine wohl durch verlängertes Fasten besonders angriffslustig gewordene Tarantel kommt mit einem Satze aus ihrem Loch hervor, und in einem Augenblick ist das hierauf in der Flasche sich abspielende Drama beendet. Die starke Holzbiene ist tot, und die Stelle, wo der Mörder sie traf, läßt sich leicht feststellen, da die Tarantel sie nicht losläßt: ihre Hacken sind hinter dem Nacken, da, wo der Hals anfängt, eingeschlagen . . . Doch einmal ist keinmal; war es Zufall oder ein überlegter Stich, was ich gesehen habe? Nach vielen vergeblichen Versuchen bringe ich noch zwei weitere Taranteln dazu, ihr Loch zu verlassen und über die *Xylocopa* herzufallen, und jedesmal wiederholt sich vor meinen Augen dieselbe Mordszene. Die Beute wird wieder in den Nacken gebissen, und zwar nur dorthin, und stirbt auf der Stelle.“

Mit Fabre's Darstellung steht in Übereinstimmung die Beobachtung Fahringer's, der im August 1911 bei Skutari in Albanien die Wolfsspinne *Lycosa radiata* die kräftigen Hymenopteren *Bombus lapidarius* ♀ und *Psithyrus rupestris* ♀ überwältigen sah.

Der gleiche Beobachter sah in Kleinasien die große Walzenspinne *Galeodes araneoides* ♀ eine *Mutilla maura* ♀ töten, und in den nachgelassenen Notizen unseres verewigten Freundes Prof. Dr. F. Tölg fand Fahringer Aufzeichnungen, wonach Tölg bei Belemedik in Kleinasien dieselbe Walzenspinne beim Töten von *Bombus terrester* ♀ und *Scolia flavifrons* v. *haemorrhoidalis* ♀ beobachtete.

Die Beispiele, die ich ohne gründliches Eingehen in die einschlägige Literatur zusammengestellt habe, ließen sich leicht vermehren. Sie liefern den Nachweis von der Unzulässigkeit der Behauptung, daß sich Spinnen vor bestachelten Hautflüglern fürchten und daß diese vor ihnen geschützt sind. Sowohl radbauende als frei jagende Spinnen wagen sich furchtlos an akuleate Hymenopteren heran und bezwingen sie, ja sie sind zuweilen der Jagd auf solche Insekten geradezu angepaßt.

Damit soll nicht gesagt sein, daß es nicht Spinnenarten gibt, welche Stechimmen nicht angreifen, welche sie aus dem Netz werfen oder scheu vor ihnen zurückweichen. Auch in der Arthropodenklasse der Arachnoideen wird Geschmacksspezialisation in engerem oder weiterem Grade Regel sein, sie wird jeder Spinnenart ihre ganz bestimmte Normalnahrung — die zuweilen recht gefährlich sein kann — zuteilen, und es wird von dieser angeborenen Eigenschaft der eingeschränkten Nahrungswahl abhängen, ob ein Tier als Beute angenommen wird oder nicht. Aber diese Tatsache der Nahrungsspezialisation muß genau bekannt sein, ehe man Furcht vor dem Stachel als wirksames Abwehrprinzip betrachten darf.

Aus dem Dargelegten ergibt sich die Tatsache, daß auch die „Nachahmer" von Stechimmen keinen Nutzen aus ihrer „Nachahmung" ziehen können. Wenn das Modell nicht geschützt ist, dann kann auch die Kopie nicht geschützt sein, auch in jenem Falle nicht, da eine Spinne durch eine oberflächliche Ähnlichkeit genau so getäuscht würde wie ein Mensch — eine Annahme, die bei der fundamentalen Verschiedenheit der Sinnesorgane beider Wesen nicht ohne weiteres zulässig ist.

Als vollendete Mimetikerin der Honigbiene gilt die Schlammfliege, *Eristalis tenax*. Das zitierte Buch von Ellis gibt (S. 60) die Wiedergabe eines photographischen Bildes, auf dem die Spinne *Triaranea* eine Schlammfliege verzehrt, und (S. 59) Bild und Schilderung, wie die kleine *Triaranea* diese ihr an Körpergröße mehrfach überlegene Beute überwältigt.

Im ersten Bande von „Ungarns Spinnenfauna" (S. 78) schildert O. Herman den Fang eines *Eristalis* durch eine *Steatoda*. „. . . Ich hatte in Klausenburg Gelegenheit, den Kampf einer halbentwickelten *Steatoda castanea* mit einer *Eristalis*, welche an Größe und Stärke die Spinne um das Dreifache übertraf, zu beobachten. Die *Eristalis* blieb mit einem Fuße im Netze hängen, zerriß dasselbe; aber das zum Seile zusammengerollte Netz hielt nun die Beute um so sicherer fest. Da aber nur ein Fuß festhing, schlug die Fliege mit den Flügeln sowohl als auch mit dem Leibe schrecklich um sich; während dessen beobachtete die Spinne. Ermüdet unterbrach die Fliege ihr Ringen und diesen Augenblick benützte die kleine Spinne sofort auf die Art, daß sie sich ebenso schnell als geschickt zur Fliege hinabließ, mit dem vierten Fußpaare aus den Spinnwarzen einen Faden herauszog und diesen, nach Art eines Lasso, mit demselben Fußpaare auf einen der freigebliebenen Füße der Fliege mit Blitzesschnelligkeit warf. Die Fliege begann augenblicklich wieder zu schlagen. Die Szene wiederholte sich noch viermal, endlich geriet die Fliege doch in die Ge-

walt des geschickten Feindes und es stellte sich heraus, daß alle sechs Füße gebunden waren."

Ich selbst hatte Gelegenheit, die Überwältigung eines *Eristalis* durch eine Kreuzspinne zu beobachten. Zwischen den Ästen einer Hecke saß eine große Kreuzspinne mitten in ihrem Netze, das mit winzigen Mückenbälgen übersät war. Ich nahm eine frisch gefangene Schlammfliege und reichte sie der Spinne. Die Fliege verfing sich etwas in den Fäden, ich ließ sie los, die Spinne ergriff sie und in kaum zehn Sekunden hing sie reg- und hilflos als ein in weiße Fäden gehülltes Bündel im Gespinst. Sie hatte den gleichen Tod gefunden wie ihr angebliches Modell, die Honigbiene bei den im Vorangehenden geschilderten Versuchen.

Ich fasse das Ergebnis der Untersuchungen zusammen:

Die Behauptung, der Wehrstachel der Akuleaten wirke Spinnen gegenüber als Schutz, findet in Erfahrungstatsachen keine Bestätigung und ist wissenschaftlich nicht zulässig. Damit ist zugleich erwiesen, daß eine „Nachahmung" von Wespen (Sphekoidie) den Spinnen gegenüber wirkungslos sein muß.

Gleiches gilt für die in der heutigen Literatur eine besondere Rolle spielende Myrmekoidie oder Ameisennachahmung. Ich habe dem Gegenstande bereits eine eingehende Erörterung gewidmet[12]) und darf mich an dieser Stelle auf den Hinweis beschränken.

Daß sich die Spinnen nicht vor Ameisen scheuen, erweist ein Blick auf die *Theridium*-Arten, die, auf Pflanzenstengeln sitzend, klebrige Fäden nach Ameisen werfen und die Beute zu sich emporziehen. Auch andere Spinnenarten sind als Ameisenfeinde bekannt[13]).

Daß die Ameisen mit ihren schwächeren Waffen keinen Schutz vor Spinnen genießen, erscheint übrigens angesichts der Erfahrungen mit Wespen und Bienen als Selbstverständlichkeit.

Hiermit erledigt sich die Frage nach der Mitwirkung der Spinnen bei Herausbildung einer Wespen-, Bienen- oder Ameisenmimikry endgültig in verneinendem Sinne.

12) Die metöke Myrmekoidie. Tatsachenmaterial zur Lösung des Mimikryproblems. Biolog. Zentralblatt, Bd. 39, 1919, S. 65.

13) Vgl. E. Wasmann, Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin, 1894, S. 193—197.

Über die Geruchstheorie von Teudt.

Von Hans Heller.

Über die Art und Weise, auf die Duftstoffe eine Geruchsempfindung in uns hervorrufen, hat H. Teudt[1]) vor einiger Zeit eine neue Theorie aufgestellt, die angeblich „alle beim Riechen auftretenden Erscheinungen ohne Schwierigkeit zu erklären" gestattet. Insbesondere seit dem grundsätzlich neuen und sehr bedeutsamen Buche von Hans Henning[2]) steht die Theorie des Duftes sowohl wie die des Geruches im Vordergrund der Erörterung. Da die Frage nach der inneren Natur des Geruchsvorgangs auch praktisch wichtig ist (worauf insbesondere Teudt mit Recht hinweist), so ist eine Kritik der neuen Theorie um so dringender geworden.

Ohne auf die älteren Vorstellungen über den Riechprozeß einzugehen, soll die Teudt'sche Theorie kurz skizziert sein. Nach ihr kommt jede Geruchsempfindung zustande durch die Schwingungen von Elektronen zwischen den Atomen eines Moleküls des jeweils vorliegenden Duftstoffes. Diese Elektronenschwingungen üben, „wenn sie mit der Atmungsluft in die Nase eingezogen werden und sich dabei den Riechnerven nähern", eine Induktionswirkung auf diese aus, die als Geruchserlebnis in unserem Bewußtsein erscheint. In den verschiedenen Nervensträngen nimmt Teudt verschieden große Elektronenschwingungen an, die durch die Schwingungen im Duftstoffmolekül oder auch von an sich duftlosen Stoffen, sofern ihnen die Elektronenschwingungen irgend eines Duftes induziert worden sind, nach Art einer Resonanzwirkung „erregt" werden und dadurch das sinnliche Erlebnis Duft hervorrufen. — Die Elektronen, die „Atome der Elektrizität", spielen heute dank einer Unzahl hervorragender physikalischer Erkenntnisse im Bereich dieser kleinsten Teilchen eine sehr große Rolle[3]). Man sieht in ihnen die Grundbedingung durchaus nicht nur der elektrischen Erscheinungen, sondern aller atomaren Vorgänge. Ob die Atome, die kleinsten chemischen Masseteilchen, selbst nun nur Aggregate von Elektronen sind (was wahrscheinlich ist) oder diesen als bis zu gewissem Grade im Wesen verschieden gegenüber stehen, fest steht jedenfalls, daß innerhalb eines chemischen Moleküls die Atome als solche neben den einer ganz anderen Größenordnung zugehörenden Elektronen agieren und reagieren. Und wenn ein Atom auch nur ein Ringsystem aus Elektronen ist, es ist doch ein wohl-

1) Biol. Zentralblatt XXXIII, Nr. 12 (1913); Prometheus XXV, Nr. 34 (1914); Wochenschr. für Brauerei 1918, Nr. 15—17.

2) Der Geruch. Leipzig 1916. (J. A. Barth.)

3) Vgl. J. Stark, Prinzipien der Atomdynamik. Leipzig 1915 (Hirzel).

definiertes und in sich geschlossenes Individuum[4]), von bestimmten nur ihm zukommenden Eigenschaften (seinen chemischen und physikalischen Konstanten), die ohne ihren atomaren Träger verschwinden. Teudt geht darum von einer mißverstandenen Grundanschauung aus, wenn er sagt: „in jedem Molekül sind Elektronen vorhanden, die nicht zu einem Atomkern gehören, sondern sich zwischen zwei Atomen des Moleküls befinden." Gewiß gibt es solche Elektronen von verschiedenem Lockerungsgrade, also unterschiedlichen Schwingungsfreiheiten, aber gehören sie auch nicht zum „Atomkern", so doch zum gesamten Atombereich als ihm integrierende Bestandteile! Im Molekül übernehmen sie selbstverständlich zwischenmolekulare Aufgaben, tragen sozusagen auf mehreren Schultern, denn sie werden in ihren Schwingungen von sämtlichen ihnen benachbarten Kraftfeldern beeinflußt. Wäre es anders, müßte jedes Molekül ungleichartiger Atome die additiven Eigenschaften seiner Bestandteile haben. Das ist bekanntlich nicht der Fall; im Molekül ist also das Atom-Individuum zum mindesten in seiner äußeren Sphäre versehrt, aber auch nur in dieser. Eine Existenz unabhängig von den Atomen wirksamer Elektronen kann nicht anerkannt werden.

Da Teudt nun eine solche Existenz zur Voraussetzung macht, den Geruch durch Elektronen bedingt sein läßt, die nicht einer bestimmten Stoffart und nur dieser zugehören müssen, wenn überhaupt Geruch erlebt werden soll, so fällt mit dieser Hauptstütze und Grundlage seiner Theorie sie selbst. Es ist m. E. nicht schwer, die Unwahrscheinlichkeit der Teudt'schen Annahme bezw. ihre teilweise erfahrungsgemäße Unrichtigkeit zu erweisen. Es ist Tatsache, daß nach unseren heutigen, durch mannigfaltigste Erfahrungen experimenteller Art gestützten Bildern vom Bau chemischer Verbindungen allen konstitutiv bekannten Duftstoffen eindeutige und recht vielsagende Formeln zukommen. Formeln, die nicht nur dem Chemismus der durch sie versinnbildlichten Stoffe, sondern auch ihrem optischen und — physiologischen Verhalten Rechnung tragen. Schon älteren Forschern (z. B. Zwaardemaker) ist die Verknüpfung der verschiedenen Düfte mit gewissen für jeden Duft jeweils kennzeichnenden „Atomgruppen" aufgefallen. Am schlagendsten aber und im Grundgedanken überzeugendsten ist der Zusammenhang zwischen Duft und chemischer Konstitution nachgewiesen und durch zahlreiche Beispiele belegt bei Henning[5]). Muß seinen Ergebnissen im einzelnen auch widersprochen werden (eine eingehende Würdigung gebe ich anderswo), so ist doch

4) Von seiner sehr eindeutigen Körperlichkeit, die nach den neuen Auffassungen über Teilbarkeit der Valenz u. s. w. etwas ins Wanken gekommen war, macht z. B. die Theorie von F. Wenzel (Journ. f. prakt. Chemie 98, 155, 1919) wieder eindringliche Vorstellungen.

5) a. a O. S. 281 ff.

Henning's für die Theorie des Geruches wichtiger Nachweis unbedingt anzunehmen, daß jedem Duft eine ihm (und nur ihm) eigene „Geruchsbindung" einiger Atome im Molekül zugrunde liegt. Wo immer eine derartige Bindungsart auftritt, ist der damit verknüpfte Duft vorhanden. Ändere ich das Atomgerüst durch Reaktionen, die die darin vorliegenden „Geruchsbindungen" auflösen, so ändere bezw. vernichte ich auch den Duft des Moleküls. Im Sinne der Teudt'schen Theorie läßt sich nun scheinbar schließen: jede Molekülstruktur beruht (vgl. Stark's grundlegende Arbeit) auf atomarer Verknüpfung durch Elektronen. Der „osmophore"[6]) Charakter gewisser Atomgruppen ist letzten Endes also doch die Resultante der zwischen ihnen befindlichen Elektronenschwingungen, deren Felder beim Abbau der betr. Atomgruppen reißen, womit auch der Duft schwindet. Der Schluß ist falsch. Henning beweist den osmophoren Charakter einer Bindung, deren Vorhandensein per se an eine gemäße Atomkonstellation gebunden ist. Mehr noch und entscheidend: die Bindung an sich (also das Kraftfeld der intermolekular schwingenden Elektronen) ist bezw. erregt noch keinen Duft! Hinzutreten muß erst noch ein molekularer „Rest" (dessen Struktur hier gleichgültig ist) um Duft zu erzeugen. Also zum Osmophor muß noch ein „Osmogen" in der charakteristischen Bindungsart treten: dann ist ein Duft bedingt, nur dann ist er möglich. So wie ein Farbstoff durch Chromogen und Chromophor (und auxochrome Gruppen) bedingt ist.

In Teudt's Auffassung hingegen kommt jegliches atomare — soll man sagen: materielle? — Substrat in Wegfall und die Elektronenschwingung ist das einzig Wirksame.

Die von Teudt angeführten „Stützen" seiner Theorie sind alles andre denn geeignet, seine Anschauungen zu bekräftigen. Beruht das Riechen auf elektrischen Vorgängen, so müssen irgendwie unmittelbare Beziehungen zwischen elektrischem Strom und Geruchserlebnis nachweisbar sein. Das ist nicht möglich. Alle Versuche, z. B. von Volta, Pfaff, Fowler, v. Humboldt und andern, durch elektrische Ströme Geruchsempfindungen hervorzurufen fielen negativ aus. „Bei Reizung der Riechschleimhaut durch Elektrizität stellt sich kein Geruchserlebnis ein[7])." Der von Teudt einzig genannte Versuch Aronsohn's ist wertlos, vielmehr gehört er in die negative Reihe der genannten Forscher. Was man beim Stromschluß nämlich empfindet ist ein Stich, kein Duft. Der Stechreiz hat physiologisch mit dem Geruchserleben jedoch gar nichts zu tun.

Wie erwähnt ist das Wesentliche der Teudt'schen Theorie die Induktionswirkung von dufterzeugenden Elektronen-

6) „odoriphor" bei Zwaardemaker, „odophor" bei Krais (Deutsche Parfüm.-Ztg. I, 343, 1915).

7) Henning, a. a. O. S. 371.

schwingungen. Sieht man von der Unmöglichkeit des Nachweises elektrischer Beziehungen beim Riechen ab, so scheint anderseits eine starke Stütze der Theorie zu sein, „daß die in die Nase gezogenen riechenden Körperchen gar nicht mit den Riechnerven in Berührung kommen." Diese von älteren Autoren übernommene Behauptung ist irreführend. Unmittelbar zwar gelangen die Duftpartikel nicht an den Nerven, wohl aber mittelbar (durch ihre Absorption durch das Nasensekret) an die Riechschleimhaut. Und in dieser sind die Riechzellen eingebettet. Von einer Nichtberührung von Duftstoff und Nerv kann also nicht die Rede sein, im Gegenteil baut gerade auf der Kontaktwirkung zwischen Duftmolekül und Neuron Henning seine Theorie auf. Aber gibt man selbst Teudt's Voraussetzung zu, so ist zwar das Geruchserlebnis beim Einatmen erklärt: mit jedem Atemzuge tritt eine Schwingungsverstärkung auf, die eine Resonanz im Riechnerven hervorruft. Dementsprechend sollte nun auch beim Ausatmen eine Geruchsempfindung auftreten, denn die duftgebenden Moleküle bleiben völlig unversehrt, ihre Schwingungen werden durch die beim Ausatmen stattfindende Verminderung der Duftpartikel schwächer, es müßte also (zum mindesten bei sehr ausgeprägten Düften) ein abermaliges Geruchserlebnis stattfinden. Die Erfahrung weiß nichts davon. Es ist weiterhin schwer einzusehen, wie z. B. ein Schnupfen die Geruchsfähigkeit größtenteils oder ganz aufzuheben vermag. „Induktionswirkungen" sind auch dann nicht unmöglich gemacht. Die Tatsache daß beim Schnupfen der Nasenschleim weitgehend verändert ist spricht jedoch dafür, daß ihm eine wesentliche Rolle beim Riechen zukommt; um so mehr als im oberen Teile der Nasengruben, wo die Fasern des Geruchsnerven am zahlreichsten sind, auch die reichlichste Schleimabsonderung statthat.

Zur Bekräftigung seiner Ansicht zieht Teudt schließlich auch Behauptungen heran, die erstaunen müssen ob ihrer geringen Stichhaltigkeit. Es ist vor allem die Fortpflanzung des Duftes durch Luft auf oft sehr große Entfernungen, die er nur durch die Annahme erklären zu können glaubt, „daß auch bei den Luftmolekülen ein Teil der Elektronen verschiedenartige Schwingungen ausführen und daher die den verschiedenen Gerüchen der eigentlichen Riechkörper entsprechenden Schwingungen annehmen kann". So wie Eisen, an einem starken Magneten vorbeigeführt, magnetisch wird, ohne daß der Magnet dabei an Gewicht verliert, so wird Luft, über einen duftenden Stoff streichend, duftend durch Übertragung von Elektronenschwingungen, ohne daß der Stoff „etwas von seinem Gewichte oder Geruch verliert". Erstaunlich, daß noch immer diese (a priori unwahrscheinliche) falsche Behauptung nachgesprochen wird, ein Duftstoff verliere nicht an Gewicht, nachdem vor Zeiten bereits Boyle das Gegenteil, eine sehr wohl nach-

weisbare Abnahme, festgestellt hat! Was für jeden Stoff als selbstverständlich gilt, daß er nämlich mehr oder weniger langsam verdampft, soll für Duftstoffe nicht gelten?! Wenn Zwaardemaker beim Moschus keine Gewichtsabnahme feststellen konnte, so beweist das, von der Hygroskopizität ganz abgesehen, bei den methodisch recht ungenauen Messungen Zwaardemaker's gar nichts. Die Versuche von Fischer und Penzoldt und anderer ergaben, welch lächerlich geringe Mengen stark duftender Stoffe auch beim Menschen Geruchserleben zu erregen vermögen, immer aber war der Duft doch an die Anwesenheit des Stoffes selbst gebunden! Mit Recht bemerkt Henning, es fiele wohl keinem Menschen ein, sich mit einem Korn Moschus sein Leben lang parfümiert zu wähnen — was nach Teudt ja gar nicht unmöglich sein würde. Sehr instruktiv sind in dieser Beziehung Versuche von A. Durand[8]). Wurde durch Watte filtrierte sorgfältig inaktivierte Luft über einen Duftstoff (z. B. Moschus oder Kampfer) geleitet, so erwarb sie mit dem Duft die Fähigkeit Wasserdampf zu kondensieren. Es müssen also „Kerne" für die Kondensation durch den Duftstoff gebildet worden sein. Die Kondensation geschah um so leichter, je größer das Molekül des duftenden Stoffes war. Beim Duften liegt also stets eine wenn zunächst auch nicht notwendig meßbare Verdampfung vor. Dagegen sprechen selbst die von Teudt herangezogenen Versuche Tyndall's über die Absorption von strahlender Wärme durch duftgeschwängerte Luft nicht. Die z. T. allerdings recht großen Absorptionszahlen treten ebenso bei duftlosen Chemikalien auf.

Lediglich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit von Duftstoffen scheint nach einer zahlenmäßigen Angabe Teudt's nicht mit ihrer Flüchtigkeit zusammenzustimmen, so daß die Duftmoleküle danach nicht die Ursache der Fernübertragung des Duftes wären. Hierzu gebe ich zu bedenken, wie außerordentlich zahlreichen und schwerwiegenden Fehlern alle Bestimmungen von Diffusionskoeffizienten ausgesetzt sind, wie vorsichtig man infolgedessen bei deren Auswertung im Sinne einer immerhin schwer demonstrierbaren Theorie sein muß. So finden sich z. B. bei dem sonst sehr kritischen Henning[9]) auf derselben Seite seines Buches zwei Tabellen von Diffusionsgeschwindigkeiten, die einige geradezu entgegengesetzte Zahlenverhältnisse aufweisen. Das sollte zu größtem Mißtrauen in die Zahlen vor allem einzelner älterer Forscher veranlassen. —

Aus der Praxis glaubt Teudt weitere Stützen seiner Theorie beibringen zu können. Er nimmt an, daß das Aroma eines Weines oder Bieres nicht nur durch die chemische Zusammensetzung bestimmt sei, sondern „auch von den Bewegungen abhängig sein kann,

8) Comptes rendus 166, 129.
9) a. a. O. S. 312.

welche die Elektronen in den Molekülen oder an den Außenseiten der Moleküle einzelner der Bestandteile des Bieres oder Weines ausführen". Ja, er schreibt diesen Schwingungen eine ausschlaggebende Rolle zu. Bisher befriedigte die vergleichsweise ungezwungene Erklärung, das Aroma des Weines sei durch chemische Verschiedenheiten, die auf Boden, Pflege, Temperatur seines Wuchsortes und auf nachherige Behandlung zurückzuführen seien, bedingt. Und beim Bier, das ja doch auch recht mannigfaltigen Prozessen seinen Endzustand verdankt, war es ebenso. Aus denkökonomischen Gründen allein müßte man eine Theorie ablehnen, die mittels Elektronenschwingungen, von denen man sich keine, aber auch nicht die ungefährste Vorstellung machen kann (weil sie in ihrer postulierten Art bisher einzig dastehen), etwas erklären will, was mit einfacheren Mitteln weit klarer ausgedrückt werden kann. Alle Geruchsforscher stimmen überein in der hohen psychischen Wirksamkeit selbst kleiner Duftmengen. Es ist gar nicht einzusehen weshalb nicht auch das Aroma von Bier und Wein der Anwesenheit gewisser Aromatika, deren Entstehen von mannigfachen, an den verschiedenen Erzeugerstellen aber wechselnden Bedingungen abhängt, zuzuschreiben sein soll. Teudt hingegen läßt in den verschiedenen Brauereien verschiedene Elektronenschwingungen „eingebürgert" sein, die den jeweiligen Gebräuen ihren Duft induzieren. Zugeben wird jedoch auch er, daß man während des Krieges von spezifischen Wirkungen jener Schwingungen nichts gemerkt hat: die gegen Friedenszeit verschiedene chemische Zusammensetzung ließ die meisten Biere gleich — schlecht schmecken. Kaltes Bier schmeckt „anders" als warmes, und das Aroma des Rotweins entwickelt sich am besten in der Wärme (und wie sehr!). Wer wird in Ansehung der hohen Wirksamkeit solch scheinbar äußerlicher Umstände noch die Annahme physikalisch recht merkwürdiger Elektronenschwingungen machen wollen?

Endlich sei ein letztes Hauptargument Teudt's erwähnt: der Individualduft, der jedem Menschen anhaftet und ihn z. B. für seinen Hund von allen Mitmenschen unterscheidet. Auch dieser Duft soll auf individuellen Schwingungen beruhen. Auch hier kann ich nur zugeben, daß solche Schwingungen sehr wohl bestehen können, ja wahrscheinlich sind wie bei allen Duftstoffen, daß sie aber stets integrierende Bestandteile gewisser Moleküle sind, die in den schweißigen Absonderungen des Menschen am ganzen Körper auftreten. Nur wenn selbst sehr geringe Mengen solcher Moleküle sich irgendwo niederschlagen, wird eine Spur und eine Witterungsmöglichkeit (nicht nur für den Hund!) geboten. Das scheint mir daraus hervorzugehen, daß es bestimmte Rassendüfte von sehr großer Lebhaftigkeit gibt. Hier geht also morphologischen Unterschieden die Variation einer physiologischen Qualität parallel.

Der Grund ist zweiffellos verschiedenartige chemische Konstitution. Wiederum ziehe ich es der Einfachheit halber vor, diese Ursache auch auf individuelle Duftverschiedenheit zu übertragen. Das sehr komplizierte Eiweißmolekül ist millionenfacher Konfigurationen (durch Isomerie und Stereoisomerie) fähig, so daß jedes Individuum sein nur ihm zukommendes Eiweiß mit charakteristischen intramolekularen Geruchsbindungen (Eigenduft) haben mag. Die kann ein feinnasiger Hund sehr wohl von unbekannten unterscheiden. Gerade der Hund ist im Sinne Zell's ein ausgesprochenes Nasentier. Eine ganz besondere Begabung in der Witterung ist bei ihm also nicht verwunderlich, verlangt jedenfalls nicht nach einer besonderen Theorie, die im ganzen nicht mehr zu erklären vermag als bisherige Annahmen. Im Gegenteil versagt sie in folgendem Fall: ein Hund erkennt seinen Herrn in einer Badeanstalt bedeutend schwieriger als auf der Straße am Duft seiner Spur. Obwohl die Möglichkeit der „Induktion" die gleiche ist, müßten die Fliesen der Badeanstalt bezw. die adhärierende Luft demnach weniger Schwingungen oder schwächere empfangen haben. Unbegreiflicher Umstand; wahrscheinlicher ist doch da die Annahme, daß Duftmoleküle vom Körper des Herren sich zwar im Bad reichlicher niederschlagen, daß sie daselbst aber auch weit reichlicher von andern Personen beim Darübergehen adsorbiert, also weggeführt werden. Oder auch, daß der vermehrte Duft einzelner Individuen den vielleicht schwächeren Duft des Herrn übertönt, was bei der Annahme Teudt'scher Schwingungen nicht möglich erscheint.

Auf die Ausdehnung der Teudt'schen Theorie auf das Geruchsvermögen der Tierwelt allgemein wie auch auf ihre Ausnutzung zur Erklärung vererbungsbiologischer Fragen gehe ich als zu weitführend nicht ein. Nur zwei Bemerkungen: Teudt überschätzt die geruchlichen Fähigkeiten der Tiere teilweise ganz erheblich. Und wenn er ferner mit dem einleitenden Satz seiner Hauptabhandlung, „Der Geruch ist nach Professor G. Jaeger der Hauptsinn des Instinkts, mit dem Mensch und Tier erkennt, was ihm nützlich oder schädlich ist", sich auf den Boden der Anschauungen jenes sonderbaren Geruchsforschers stellt, so ist das m. E. eine ziemlich anfechtbare Kritiklosigkeit. Geruch und Geschmack geben sehr oft einen höchst unvollkommenen Beitrag zur Erkenntnis der Gegenstände, der bei allen „Augentieren" (in der Zell'schen Terminologie) gleich Null wird. —

Zusammenfassend ist also zu sagen: die Geruchstheorie von Teudt in ihrer vorliegenden Fassung ist aus chemischen und physiologischen Erwägungen heraus unhaltbar. Gelingt es ihrem Urheber, sie in einer oder anderer Richtung auszubauen, was jedoch umfangreicher experimenteller Vorarbeiten bedarf, so ist das natürlich zu begrüßen.

Joh. Schmidt's Rassenuntersuchungen an Fischen.

Von Georg Duncker.

1. Im Tier- wie im Pflanzenreich besteht die weitverbreitete Erscheinung, daß ein und dieselbe Art an ihren verschiedenen Fundorten körperliche Verschiedenheiten aufweist, so daß man nach diesen an ihr verschiedene „Rassen", „Lokalformen" oder „Stämme" unterscheiden kann. Derartige Lokalformen sind u. a. an einer ganzen Reihe der Nutzfischarten nachgewiesen worden, bei denen ihre Kenntnis oft praktische Bedeutung gewonnen hat, wie bei der Scholle, der Flunder, dem Hering und der Sprott.

So wohlbekannt nun diese Erscheinung auch ist, so wenig hat sie bisher eine ursächliche Erklärung gefunden. Man beschränkte sich auf Vermutungen über ihre Ursachen, als welche man z. B. bei den Lokalformen der marinen Nutzfische die Verschiedenheiten des Salzgehaltes und der Temperatur des Wassers, der Tiefe und der Grundbeschaffenheit ihres Aufenthaltsortes ansah, da es der besonderen Lebensbedingungen dieser Tiere wegen technisch unmöglich geblieben ist, experimentelle Zuchtversuche über die Art des direkten oder indirekten Einflusses der Lebensbedingungen bei ihnen anzustellen. Aber selbst Fragen nicht experimenteller Natur, wie nach der räumlichen Ausdehnung der Lokalformen, ihrer geographischen Abgrenzung gegeneinander und ihrer Formbeständigkeit im Laufe der Zeit konnten auf Grund der vorliegenden Untersuchungen nicht mit genügender Genauigkeit beantwortet werden.

Ausgehend von seinen klassischen Aalforschungen hat Joh. Schmidt sich die Aufgabe gestellt, zur Aufklärung der oben genannten Probleme beizutragen. Seine bisherigen Ergebnisse sind in den Arbeiten [1]—[4] veröffentlicht; bei ihrer Wichtigkeit dürfte ein Bericht darüber auch die Leser dieser Zeitschrift interessieren.

Als Material diente dem Verf. hauptsächlich die an den nordeuropäischen Küsten sehr häufige Aalmutter, *Zoarces viviparus* L., neben *Sebastes marinus* L. der einzige lebendgebärende Knochenfisch dieses Gebiets. *Zoarces* ist ein nicht wandernder Standfisch der Flachwasserregion, der nur ausnahmsweise die 10 m-Tiefenlinie überschreitet. Er findet sich daher überall in Strandnähe und dringt weit in selbst enge Buchten und Föhrden ein. In nord-südlicher Richtung ist er vom Eismeer bis zum Ärmelkanal, in ost-westlicher von der Tscheschkaja-Bucht des nördlichen Eismeers sowie von der bottnischen und finnischen Bucht der Ostsee bis zur irischen See verbreitet. In letzterer ist er selten und fehlt an der Westküste Irlands. Das Zentrum seiner Verbreitung sind die dänischen Küsten.

Zoarces viviparus erreicht eine Länge von höchstens 40 cm. Eine zweite, aber bedeutend größere, bis über 1 m lange Art der-

selben Gattung (*Z. anguillaris* Peck.) kommt an der Labradorküste Nord-Amerikas vor, eine dritte, wenig bekannte (*Z. elongatus* Kner) im Ochotskischen Meer an der asiatischen Ostküste.

Für die vorliegenden Untersuchungen wichtig ist, daß *Zoarces viviparus* vom zweiten Lebensjahr ab lebende und zwar sehr vollkommen entwickelte Junge in großer Anzahl (bis zu 400) zur Welt bringt. Die Paarung findet im Spätsommer statt und die Jungen werden im Winter (etwa Januar) mit 4—5 cm Länge geboren. Sie sind dann bereits vollkommen entwickelt, so daß Merkmale, wie die Anzahl der Wirbel, der Flossenstrahlen und selbst der Farbbinden bei ihnen ohne weiteres mit denen ausgewachsener Tiere verglichen werden dürfen. Entnimmt man die Jungen eben vor ihrer Geburt hochträchtigen Weibchen, so ist ihre Abkunft wenigstens von mütterlicher Seite bekannt.

Sein Material an mehr oder minder ausgewachsenen Tieren verschaffte sich der Verf. von über 80 Fundorten, die größtenteils auf den Karten I und II in [1] angegeben sind und sich fast über das gesamte Verbreitungsgebiet der Art erstrecken. Ganz besonders zahlreich und oft nur wenige Kilometer voneinander entfernt sind dabei die Fundorte der dänischen Küsten und ihrer Fjorde. Konservierung und sonstige Präparation des Materials sind in [1] p. 286—287 mitgeteilt. Nachdem durch Voruntersuchungen festgestellt war, daß die sogleich aufzuzählenden Merkmale sowohl vom Lebensalter, wie vom Geschlecht der Tiere unbeeinflußt bleiben, wurden von jedem Fundort durchschnittlich etwa 200 Exemplare auf folgende Merkmale hin untersucht:

1. Wirbelsumme („Vert." — Beobachtete Variationsextreme: 101—126).
2. Stachelzahl im hinteren Abschnitt[1]) der sonst gliederstrahligen Rückenflosse („D_2." — 0—17).
3. Zahl der dunkelfarbigen Querbinden auf dem vorderen weichstrahligen Abschnitt der Rückenflosse, rechtsseitig gezählt („Pigm. D_1." — 7—21).
4. Strahlzahl der rechten Brustflosse („Pd." — 16—22).

Die meisten der untersuchten Tiere waren 2—4 (3), vereinzelte 1 und 5 Jahre alt; die Altersbestimmung erfolgte mittelst der Jahresringe der Gehörsteine und der Schuppen. Das höchste mit Sicherheit nachweisbare Lebensalter betrug 9 Jahre. Die Größe der Tiere eines Fanges hängt wesentlich von dem benutzten Fanggerät ab.

Für jeden Fundort wurden aus den an den einzelnen Exem-

1) Das Auftreten ungegliederter Stachelstrahlen im hinteren Abschnitt einer gliederstrahligen Flosse steht bei *Zoarces* unter den Knochenfischen vereinzelt da. Den Stachelstrahlen gehen etwa 80 Gliederstrahlen voran, während etwa 20 ihnen folgen.

plaren desselben beobachteten Zahlenwerten, den Varianten (V), der vier Merkmale ihre arithmetischen Mittel (A) berechnet, die zur Kennzeichnung der Lokalform dienen. Das Maß der Variabilität eines Merkmals bei der Lokalform, seine Hauptabweichung (s), ist die sogen. mittlere quadratische Abweichung, d. h. die Wurzel aus dem Mittel der ins Quadrat erhobenen Abweichungen der einzelnen beobachteten Varianten vom Mittel der Gesamtheit. In herkömmlicher Weise wurde ferner der „wahrscheinliche Fehler" von A, E (A), aus s und der Gesamtzahl n der untersuchten Individuen bestimmt; dann bezeichnet Schmidt den fünffachen Betrag des letzteren als „wahrscheinliche Fluktuation" (w. Fl.), d. i. diejenige Fehlergrenze des gefundenen arithmetischen Mittels, die mit einer Wahrscheinlichkeit von 1341 : 1 weder nach unten noch nach oben hin mehr überschritten wird. Die Formeln zur Berechnung der angeführten Werte lauten:

$$A = \frac{1}{n} \Sigma (V) \qquad \mathrm{E}(A) = \frac{0{,}6745 \cdot s}{\sqrt{n}}$$

$$s = \sqrt{\frac{\Sigma (V-A)^2}{n}}\ ^{2)} \qquad \text{w. Fl.}\ (A) = 5\,\mathrm{E}(A)$$

2. Über Lokalformen von *Zoarces*. — Die vier Tabellen [1] p. 361–388 enthalten die detaillierten Befunde von 66 Fundorten. An dieser Stelle seien daraus nur die extremen Mittelwerte und Hauptabweichungen der vier Merkmale wiedergegeben, um die große Verschiedenheit der Lokalformen zu veranschaulichen:

Tabelle 1.

	A	s	Zahl der Fundorte
1. Vert.	107,984—119,200	1,225—3,194	66
2. D_2.	0,968— 11,500	0,583—2,255	56
3. Pigm. D_1.	11,473— 14,531	0,867—1,985	62
4. Pd.	18,338— 19,727	0,458—0,757	66

Schon aus diesen Zahlen ergibt sich, daß *Zoarces viviparus* in hohem Grade zur Bildung von Lokalformen neigt, ganz im Gegensatz zum Flußaal (*Anguilla vulgaris* Flem.), dessen Wirbelzahlen, an Individuengruppen weit auseinanderliegender Fundorte untersucht, zum Vergleich angeführt seien ([3] p. 113, Fig. 7):

2) Der Verf. gibt ([1] p. 294, Fußnote) irrtümlich

$$s = \sqrt{\frac{\Sigma (V-A)^2}{n-1}}$$

an; die Unterschiede beider Rechnungsweisen machen sich jedoch nur bei kleinen Werten von n störend geltend, bei welchen Schmidt's Ausdruck zu große und für verschiedene n nicht streng vergleichbare Werte ergibt.

Tabelle 2.

Wirbel	111	112	113	114	115	116	117	118	119	n	A	s
Fundorte:												
Island	—	4,5	10,6	26,3	34,6	16,8	5,6	1,1	0,6	179	114,73	1,263
Kopenhagen	2,4	3,9	13,4	20,5	33,8	17,3	7.1	1,6	—	127	114,68	1,402
Bayonne	—	4,8	14,5	25,4	28,5	18,9	6,6	1,3	—	228	114,67	1,315
Azoren	0,8	3,8	13,7	26,0	33,6	16,0	6,1	—	—	131	114,60	1,234
Comacchio	0,5	2,5	14,2	21,3	35,5	16,8	7,6	1,5	—	197	114,77	1,284
Total	0,6	3,9	13,3	24,0	32,9	17,3	6,6	1,2	0,1	862	114,70	1,302

Hier stimmen nicht nur Mittelwerte und Hauptabweichungen, sondern selbst die prozentualen Frequenzen der einzelnen Varianten an sämtlichen Fundorten fast vollkommen überein. Ähnlich verhielten sich die Befunde an den Strahlzahlen der rechten Brustflosse des Aals. — Besonders beachtenswert erscheinen dem Ref. die außergewöhnlich starken Schwankungen der Hauptabweichungen (s) in der Tab. 1, da ihm solche bei anderem Material noch nicht begegnet sind.

Teilt man den gesamten beobachteten Variationsumfang der Wirbelzahl, der Stachelzahl der Rückenflosse und der Zahl der dorsalen Farbbinden in je eine obere und eine untere Hälfte und bezeichnet diese Hälften beziehungsweise mit A und a, B und b, C und c, so lassen sich die Kombinationen der Mittel dieser drei Merkmale bei den einzelnen Lokalformen durch eine der acht möglichen Kombinationen A B C, A B c, A b C u. s. w. bis a b c charakterisieren. Man erhält dann für die vier Hauptregionen des Untersuchungsgebietes die nachstehenden Symbole und Mittelwerte (s. [1] p. 298—301 und Karte III, [3] p. 109—111):

Tabelle 3.

Region	Symbol	Mittelwerte			
		Vert.	D_2	Pigm. D_1	(Pd)
Westl. Nordsee	A b c	116,2	7,2	12,7	18,71
Östl. Nordsee	a b c	111,2	6,0	12,3	18,41
Westl. Ostsee	A B C	117,7	8,0	14,3	19,35
Östl. Ostsee	A B c	117,2	11,1	12,3	18,66

Stellt man jedoch die Symbole der einzelnen Lokalformen nach ihrer geographischen Verteilung zusammen, so findet man zahlreiche Unregelmäßigkeiten ihres Auftretens. Die Größe der Mittelwerte eines Merkmals bei den verschiedenen Lokalformen hängt offenbar nicht wesentlich von der geographischen Lage ihrer Fundorte zueinander ab. Man findet oft bedeutende Unterschiede nahe beieinander lebender und fast völlige Übereinstimmung weit getrennter Lokalformen (s. weiter unten Tab. 11, III), und zwar nicht allein bei *Zoarces*, sondern z. B. auch beim Hering, bei dem nach Heincke die Lokalform, welche der des weißen Meeres nächst-

verwandt ist, nicht in den nordeuropäischen Gewässern, sondern an der Ostküste Japans vorkommt. Man kann also nicht füglich von einer geographischen Abänderung der Arten sprechen.

Dagegen stellten sich charakteristische und unter sich übereinstimmende Befunde beim Vergleich der Lokalformen einzelner dänischer und schleswigscher Föhrden, d. h. schmaler, untiefer Meerbuchten, die oft tief ins Land eindringen und in der Regel in ihrem inneren Winkel brackisch sind, heraus (vergl. [1] p. 301—310).

An der Ostküste Jütlands mündet der Limfjord, etwa 30 km südlicher der Mariager Fjord. Von der Mündung landeinwärts gehend findet man an den verschiedenen Fangorten der beiden Fjorde:

Tabelle 4.

I. Östlicher Limfjord[3] ([1] p. 304—305, [3] p. 110), $A \pm$ w. Fl.

	Vert.	D_2	Pigm. D_1	Pd.
St. 2.	$117{,}10 \pm 0{,}62$	$9{,}22 \pm 0{,}33$	$13{,}20 \pm 0{,}41$	$19{,}06 \pm 0{,}14$
St. 3.	$112{,}11 \pm 0{,}59$	$7{,}41 \pm 0{,}37$	$12{,}73 \pm 0{,}48$	$19{,}34 \pm 0{,}16$
St. 4.	$109{,}69 \pm 0{,}45$	$6{,}84 \pm 0{,}34$	$12{,}52 \pm 0{,}37$	$19{,}19 \pm 0{,}14$

II. Mariager Fjord ([1] p. 302—303, [3] p. 111), $A \pm$ w. Fl.

	Vert.	D_2	Pigm. D_1	Pd.
St. 15.	$115{,}43 \pm 0{,}65$	$8{,}74 \pm 0{,}39$	$13{,}06 \pm 0{,}49$	$19{,}04 \pm 0{,}13$
St. 16.	$110{,}99 \pm 0{,}84$	$7{,}21 \pm 0{,}38$	$12{,}32 \pm 0{,}54$	$19{,}14 \pm 0{,}16$
St. 17.	$110{,}18 \pm 0{,}43$	$6{,}87 \pm 0{,}33$	$11{,}80 \pm 0{,}44$	$19{,}30 \pm 0{,}15$
St. 19.	$109{,}30 \pm 0{,}40$	$6{,}40 \pm 0{,}30$	$11{,}83 \pm 0{,}46$	$19{,}46 \pm 0{,}16$

In der Mitte zwischen den beiden Fjord-Mündungen liegt an der offenen Küste des Kattegats St. 14 (Hurup), deren Lokalform die Mittelwerte

Vert. $117{,}37 \pm 0{,}48$, D_2 $9{,}21 \pm 0{,}37$, Pigm. D_1 $13{,}30 \pm 0{,}42$, Pd. $19{,}06 \pm 0{,}14$

aufweist. Von der Küste ins Binnenland hinein findet also in beiden Fjorden eine deutliche Abnahme der Wirbelzahl, der Stachelzahl der Rückenflosse und der Anzahl der dorsalen Pigmentbinden, dagegen eine geringfügige Zunahme der Strahlzahl der Brustflossen statt. Übereinstimmende Verhältnisse ergeben sich auf dem Festland in der Schlei ([1] p. 305) und im Koldingfjord, sowie auf Seeland im Skjelskoerfjord ([1] p. 306) am großen Belt und in den gemeinschaftlich bei Lynaes (St. 30) ins Kattegat mündenden Isefjord und Roskildefjord. Die Werte der Lokalformen der beiden letztgenannten Regionen, von ihrer Mündungsstelle an aufwärts, sind:

3) Einschließlich des Nibe-Bredning. Die Lokalformen des westlichen, mit der Nordsee zusammenhängenden Limfjords ähneln denen des angrenzenden Nordseegebiets.

Tabelle 5.

I. Isefjord, $A \pm$ w. Fl.

	Vert.	D_2	Pigm. D_1	Pd.
St. 30.	$114{,}01 \pm 0{,}46$	$5{,}97 \pm 0{,}31$	$13{,}89 \pm 0{,}36$	$19{,}30 \pm 0{,}11$
St. 31.	$113{,}22 \pm 0{,}43$	$6{,}32 \pm 0{,}34$	$13{,}50 \pm 0{,}34$	$19{,}26 \pm 0{,}13$
St. 32.	$112{,}94 \pm 0{,}22$	$5{,}89 \pm 0{,}16$	$13{,}47 \pm 0{,}19$	$19{,}30 \pm 0{,}06$

II. Roskildefjord ([1] p. 307—308), $A \pm$ w. Fl.

	Vert.	D_2	Pigm. D_1	Pd.
St. 30.	$114{,}01 \pm 0{,}46$	$5{,}97 \pm 0{,}31$	$13{,}89 \pm 0{,}36$	$19{,}30 \pm 0{,}11$
St. 33.	$109{,}46 \pm 0{,}49$	$5{,}79 \pm 0{,}44$	$12{,}63 \pm 0{,}42$	$19{,}09 \pm 0{,}16$
St. 34.	$107{,}98 \pm 0{,}36$	$5{,}74 \pm 0{,}27$	$12{,}34 \pm 0{,}36$	$19{,}20 \pm 0{,}12$

Es ergeben sich also übereinstimmende Befunde an vergleichbaren Fundorten von nicht weniger als sieben verschiedenen Regionen, die eine deutliche und bestimmt gerichtete Abänderung der Lokalformen mit dem Eindringen der Art in geschützte, salzärmere Gewässer von dem offenen Seestrand her erkennen lassen. Diese findet einen sichtbaren Ausdruck auch im Gesamthabitus der Tiere, von denen die schlanken, in der freien See lebenden sehr verschieden von den gedrungenen der inneren Fjordwinkel erscheinen, wie es bei der Gegenüberstellung zweier etwa gleichgroßer Exemplare aus dem Öresund und aus dem Roskildefjord in [1] p. 309, Fig. 16 und 17 oder in [3] pl. VII, Fig. 1 und 2 hervortritt.

In den erwähnten Fjordformen liegen typische Beispiele lokaler Variation vor, die dadurch besonders interessant werden, daß die verschiedenen Lokalformen oft in nächster Nachbarschaft miteinander leben.

3. Untersuchung der Konstanz der Lokalformen. — Nachdem nun feststeht, daß *Zoarces viviparus* in hohem Grade zur Bildung von Lokalformen neigt, ist es in erster Linie wichtig zu wissen, wie weit die einzelne Lokalform sich als beständig erweist. Konstanz einer Lokalform kann nur angenommen werden, wenn sowohl ihre einzelnen Fangproben, als auch ihre einzelnen Generationen und ihre einzelnen Zuchtstämme immer wieder die gleichen Mittelwerte der untersuchten Merkmale ergeben.

Von einigen ausgeprägten Lokalformen, wie der St. 22 (Snoghöj), St. 31 (Nakkehage am Isefjord) und St. 38 (Vordingborg) hatte der Verf. zu verschiedenen Zeiten größere Individuenmengen (150—250 Exemplare) erhalten, deren Mittelwerte ($A \pm$ w. Fl.) miteinander verglichen werden konnten ([1] p. 289, 294—298):

Tabelle 6.

St. 38	Vert.	Pd.	St. 22		Vert.
15. III. 15	$116{,}10 \pm 0{,}49$	$19{,}22 \pm 0{,}17$	April	1915	$117{,}69 \pm 0{,}52$
24. III. 15	$115{,}97 \pm 0{,}41$	$19{,}21 \pm 0{,}14$	Mai	1915	$117{,}65 \pm 0{,}29$
			Oktober	1915	$117{,}44 \pm 0{,}34$
			Oktober	1916	$117{,}44 \pm 0{,}44$

St. 31	Vert.	D_2	Pigm. D_1	Pd.
1914	$113{,}42 \pm 0{,}49$	$6{,}49 \pm 0{,}39$	—	$19{,}43 \pm 0{,}15$
1915	$113{,}22 \pm 0{,}43$	$6{,}32 \pm 0{,}34$	$13{,}50 \pm 0{,}34$	$19{,}26 \pm 0{,}13$
1916	$113{,}40 \pm 0{,}44$	$6{,}12 + 0{,}31$	$13{,}67 \pm 0{,}38$	$19{,}26 \pm 0{,}14$

Die Durchschnittswerte der einzelnen Fangproben stimmen, zumal in der Wirbelzahl, sehr genau miteinander überein, sprechen also für Konstanz der betreffenden Lokalformen in den untersuchten Merkmalen.

Da sich jede Fangprobe aus Individuen ungleichen Alters zusammensetzt, so erschien nicht ausgeschlossen, daß zwar die Mittelwerte der Fangproben konstant, dagegen die ihrer einzelnen Jahrgänge verschieden sein könnten. Deshalb wurde das sehr umfangreiche Material der St. 34 (Langholm am Roskildefjord) nach der Beschaffenheit der Schuppenringe sortiert und die Mittelwerte zweier der so bestimmten Jahrgänge, der 1915 (über 400) und der 1916 geborenen (ca. 300) Individuen, miteinander verglichen. Es ergab sich ([2] p. 2—7):

Tabelle 7.

St. 34	Vert.	D_2	Pigm. D_1	Pd.	Ps.
1915	$108{,}22 \pm 0{,}32$	$6{,}71 \pm 0{,}21$	$12{,}34 \pm 0{,}33$	$18{,}98 \pm 0{,}10$	$19{,}01 \pm 0{,}10$
1916	$108{,}08 \pm 0{,}39$	$5{,}83 \pm 0{,}23$	$12{,}45 \pm 0{,}40$	$19{,}41 \pm 0{,}11$	$19{,}45 \pm 0{,}12$

In diesen beiden Jahrgängen verhalten sich zwar die Wirbelsumme und die Zahl der dorsalen Querbinden konstant, nicht dagegen die Stachelzahl der Rücken- und die Strahlzahlen der rechten und der linken Brustflosse.

Die Verschiedenheiten der beiden Jahrgänge können nicht etwa durch die Annahme erklärt werden, es handle sich bei ihnen um zwei ihrem Geburtsort nach verschiedene Lokalformen, die erst durch Wanderung an den gemeinsamen Fangort gelangt seien. St. 34 liegt im innersten Winkel des Roskildefjords, und die dort lebenden Tiere weisen die niedrigste Wirbelzahl des gesamten Fjordgebiets auf, können also nicht wohl von irgendeinem anderen Punkt des letzteren hergewandert sein, an welchem ja stets eine höhere Wirbelzahl bestehen würde.

Somit ergibt die Untersuchung zweier Jahrgänge desselben Fundorts die Möglichkeit ungleicher Durchschnittswerte einiger ihrer individuell unveränderlichen Merkmale. In diesen verhält sich die Lokalform nicht konstant.

Die weitere Zerlegung der Jahrgänge einer Lokalform führt auf ihre Zusammensetzung aus Geschwisterschaften, die verschiedenen Müttern entstammen; man hat also die Abkunft der Individuen verschiedener Jahrgänge einer Lokalform im Hinblick auf ihre Konstanz oder Nichtkonstanz zu berücksichtigen. Die Geschwisterschaften von *Zoarces* sind oft recht zahlreich (bis zu 400 Individuen); sie ergeben daher Mittelwerte, die mit denen der Ge-

samtheit verglichen werden können. Der Verf. untersuchte Geschwisterschaften, die er hochträchtigen Weibchen entnahm, die also unmittelbar vor ihrer Geburt standen und in den hier berücksichtigten Merkmalen bereits vollständig entwickelt waren.

Besonders lehrreich ist der Befund an 11 vollständig untersuchten Geschwisterschaften bekannter Mütter der St. 31 (Nakkehage am Isefjord) auf ihre Wirbelsumme hin ([1] p. 318—319, Fig. 24—27):

Tabelle 8.

♀	iuv.			Lokalform (erwachsene Tiere).			
V	*n*	*A*	*s*	Fang	*n*	*A*	*s*
108	149	109,48	1,62	1914	166	113,42	1,87
110	179	111,11	1,12	1915	233	113,22	1,96
110	79	111,33	1,20	1916	239	113,40	2,07
112	211	112,36	1,37	1914—16	638	113,34	1,96
113	159	112,36	2,06				
114	184	114,27	1,87				
115	205	115,17	1,40			Mütter.	
117	52	113,92	1,53		11	113,82	3,35
117	94	117,83	1,57		1459	113,23	2,85 [4]
118	67	115,12	1,03				
118	80	116,34	1,41				
Summe	1459	113,25	2,73				
Mittel		113,25	1,53				

Zunächst fallen an dieser Tabelle die Abhängigkeit der Durchschnittswerte der Geschwisterschaften von den Varianten ihrer Mütter und die geringe Variabilität der Geschwisterschaften im Vergleich zu der der gesamten Lokalform auf. Die erstere Erscheinung ist der Ausdruck der Vererbung, die offenbar eine weit größere Einwirkung auf die Geschwisterschaften ausübt als die unbekannt wirkenden Einflüsse der Außenwelt. Die Mittelwerte der elf Geschwisterschaften dieses einen Fundortes schwanken in nur wenig engeren Grenzen, als die der (erwachsenen) Lokalformen von 66 Fundorten, nämlich zwischen 109,5—117,8 statt zwischen 108,0—119,2. Trotzdem aber vereinigen sich die gesamten Beobachtungen an den elf Geschwisterschaften zu einem Mittel, das mit dem Durchschnittswert ihrer Lokalform fast genau zusammenfällt (113,25 gegenüber 113,34).

Die Variabilität der elf Geschwisterschaften ist in zehn Fällen, zum Teil recht erheblich, kleiner als die der Lokalform und übersteigt die letztere nur in einem Fall ein wenig; das korrekt berechnete [5]) Mittel der elf Hauptabweichungen bleibt daher beträcht-

4) Varianten der Mütter mit der Zahl ihrer Jungen multipliziert.

5) $s_m = \sqrt{\frac{\Sigma(n\,s^2)}{\Sigma(n)}}$.

lich hinter der Hauptabweichung der erwachsenen Gesamtbevölkerung zurück (1,53 gegen 1,96). Dagegen ergibt die Gesamtheit der zu den elf Geschwisterschaften gehörigen 1459 Embryonen eine sehr große Hauptabweichung, die etwa das $1^1/_2$fache jener der erwachsenen Gesamtbevölkerung beträgt und nur noch von der der elf auserlesenen Mütter übertroffen wird. Die hohe Variabilität der letzteren erklärt sich einfach daraus, daß bei ihnen infolge der Auslese gerade extreme Varianten relativ viel häufiger sind als bei der Lokalform, der sie angehören. — Ähnliche Resultate ergab die Untersuchung je dreier vollständiger Geschwisterschaften der St. 31 auf die Strahlzahlen der After-, der Rücken- und der rechten Brustflosse, sowie der St. 17 auf die Zahl der dorsalen Farbbinden ([1] p. 321—324).

Untersucht man statt der sämtlichen Jungen einzelner auserlesener Weibchen eine kleinere feste Anzahl (etwa 10) Junger sämtlicher trächtigen Weibchen eines einheitlichen Fangmaterials, so erhält man Resultate wie die der auf die Wirbelsumme bezüglichen Tabellen XII A bis C in [1] p. 390—392, aus denen hier im Auszug wiedergegeben sei:

Tabelle 9.

		Dekadische Einzelmittel der iuv.	Gesamtmittel iuv.	Gesamtmittel Lokalform
St. 31 (Nakkehage, Isefjord, 1914)	138 ♀	109,3—118,9	113,18	113,42
St. 33 (Frederiksund, Roskildefjord, 1915)	124 ♀	106,6—115,9	110,17	109,46
St. 22 (Snoghöj, Kl. Belt, 1915)	162 ♀	113,3—120,3	117,26	117,44

Die einzelnen „dekadischen" Geschwisterschaften einer Lokalform ergeben wiederum unter sich außerordentlich verschiedene Mittelwerte, die sich aber stets zu einem Gesamtmittel ergänzen, das von dem ihrer Lokalform nur wenig abweicht.

Außer für die Wirbelzahl wurden entsprechende Untersuchungen auch für die Strahlzahl der rechten Brustflosse vorgenommen, mit dem Ergebnis, daß das Mittel der Embryonen bei diesem Merkmal in einem Fall etwas größer, im andern etwas kleiner war als das ihrer Mütter.

Tabelle 10.

St. 33.		St. 40.	
128 ♀	19,070	141 ♀	19,241
1280 iuv.	19,343	400 iuv.	18,870
128 iuv.	19,351	134 iuv.	18,836

Von St. 33 wurden je 10 bezw. je 1, von St. 40 nur je 3 bezw. je 1 Embryo jedes Weibchens bei der Mittelbildung berücksichtigt; von dem letzteren Material fielen einzelne lädierte Exemplare aus.

Die eben dargestellten Abkunftuntersuchungen ergeben also, daß die einzelnen Jahrgänge einer Lokalform aus zahlreichen, unter

sich verschiedenen Geschwisterschaften zusammengesetzt sind. Erst diese kann man als in sich einheitliche, nicht weiter zerlegbare Individuengruppen betrachten, vorausgesetzt, daß die sämtlichen Geschwister einer Geburt auch demselben Vater entstammen. — Die im Anfang dieses Abschnitts gefundene Konstanz der Lokalformen ist daher nur eine scheinbare, mehr oder minder zufällig hervorgerufen durch eine ihr günstige Kombination der Geschwisterschaften desselben Jahrgangs. Schmidt faßt seine Ergebnisse hinsichtlich dieser Frage in die Worte zusammen ([3] p. 117): „Eine ‚Fischrasse' ist wesentlich ein statistischer Begriff. Er bedeutet eine Mischung verschiedener Genotypen, und die Mittelwerte, die die Rasse charakterisieren, hängen in erster Linie von dem quantitativen Verhältnis dieser Genotypen zueinander, nur in zweiter von den äußeren Lebensbedingungen ab."

4. Über den Einfluß äußerer Lebensbedingungen. — Von den äußeren für die Entstehung von Lokalformen mariner Fischarten in Betracht kommenden Bedingungen galten der Mehrzahl der Forscher als besonders wichtig der Salzgehalt und die Temperatur des Aufenthalts-Gewässers. Den Einfluß des Salzgehalts untersuchte der Verf. mittelst Vergleichs der Lokalformen verschiedener Fischarten, den der Temperatur durch besondere Zuchtversuche an *Lebistes reticulatus* Pet., einem von Aquarienliebhabern viel gehaltenen, lebendgebärenden Cyprinodonten.

Was den Einfluß des Salzgehalts anlangt, so ergeben die nachstehenden, aus [1] p. 331—338 und [3] p. 115—117 entnommenen Mittelwert-Tabellen außerordentlich widerspruchsvolle Resultate.

Tabelle 11.

I. Wirbelzahlen nach Heincke ([1] p. 332—333).

Fundort	Salzgehalt	Scholle	Hering
Ostsee	$< 20\ ‰$	42,5	55,2
Weißes Meer	$25\ ‰$	43,5	53,6
Südl. Nordsee	ca. $30\ ‰$	43,0	55,3
Nordwestl. Nordsee	ca. $34\ ‰$	43,0	56,3
Island	$> 35\ ‰$	$> 43,0$	$> 57,0$

II. Seenadel (*Syngnathus typhle* L.) nach Duncker ([1] p. 334).

Fundort	Salzgehalt	Vert.	D.	Pd.
Südwestl. Ostsee	$18\ ‰$	52,8	34,9	13,4
Plymouth	$33—35,5\ ‰$	55,5	37,8	14,8
Neapel	$37—38\ ‰$	54,8	34,4	16,0

III. *Zoarces*, Wirbelzahlen ([1] p. 337, [3] p. 116—117).

Fundort	Salzgeh.	$A \pm$ w. Fl.	Fundort	Salzgeh.	$A \pm$ w. Fl.
St. 57. Schottland	$34\ ‰$	$116{,}40 \pm 0{,}47$	St. 1. Laesö	$30\ ‰$	$117{,}25 \pm 0{,}43$
St. 52. Bottn. Bucht	$5\ ‰$	$116{,}10 \pm 0{,}45$	St. 8. Limfjord	$30\ ‰$	$111{,}21 \pm 0{,}38$

Fundort	Salzgeh.	$A \pm$ w. Fl
Kjelds Nor, Langeland [6])	12 ‰	119,44 ± 0,75
St. 34. Roskildefjord (1916)	12 ‰	108,06 ± 0,69

Scholle und Hering des Weißen Meeres fallen beide hinsichtlich der Wirbelsumme aus der sonst regelmäßigen Reihenfolge der übrigen, dem Salzgehalt nach geordneten Fundorte heraus, jedoch in entgegengesetztem Sinne, indem die Scholle des Weißen Meeres eine zu hohe, der Hering desselben eine zu niedrige Wirbelzahl aufweist. Bei der Seenadel entsprechen die Mittelwerte weder der Wirbelsumme, noch der Strahlzahl der Rückenflosse den Verschiedenheiten des Salzgehalts der aufgeführten Fundorte, während die Strahlzahl der Brustflossen mit seinem Steigen eine deutliche Zunahme erfährt. Endlich stimmen die Mittel der Wirbelsummen von *Zoarces* an zwei Fundorten extrem verschiedenen Salzgehalts (Schottland und Bottnische Bucht) völlig überein, weisen dagegen an je zwei anderen, unweit voneinander gelegenen Fundorten unter sich gleichen Salzgehalts fast spezifische Unterschiede auf. — Die Gesamtheit dieser Befunde läßt also überhaupt keinen bestimmt gerichteten Einfluß des Salzgehalts auf die hier berücksichtigten Merkmale erkennen.

Den Einfluß der Temperatur untersuchte der Verf. an *Lebistes reticulatus* in der Weise, daß er Zuchtpaare mit bekannter Strahlzahl der Rückenflosse während verschiedener Trächtigkeitsperioden des Weibchens in verschiedenen Temperaturen hielt, so daß er von einem und demselben Paar verschiedene Temperatur-Bruten erzielte. Die einzelne Brut brachte 9—57, im Durchschnitt 28 Junge, an denen die Strahlzahl der Rückenflosse und deren Mittelwert bestimmt wurde. Anfänglich konnte die Temperatur der Aquarien nur annähernd konstant gehalten werden; bei einem späteren Versuch (1918; VI) gelang es, dies genau durchzuführen. Die Elterntiere der einzelnen Zuchtpaare sind mit ihrer Strahlzahl bezeichnet; die mittleren Ergebnisse der Zuchten waren ([2] p. 13—14, [4] p. 3):

Tabelle 12.

Temperatur: Zuchtpaar	Niedrig (ca. 19 °)	Mittel (ca. 25 °)	Hoch (ca. 28 °)
I. ♂ 7 × ♀ 7	3. 6, 658 4. 6, 921	2. 7, 000	1. 7, 600 5. 7, 200
II. ♂ 8 × ♀ 8	1. 6, 844	2. 7, 341	
III. ♂ 8 × ♀ 7	2. 6, 838	1. 7, 140	
IV. ♂ 6 × ♀ 6	3. 6, 417	1. 6, 867 2. 6, 868	
V. ♂ 6 × ♀ 6	2. 6, 500 3. 6, 660	1. 7, 000	

6) Etwas südlich von St. 43.

Konstante Temperatur: Zuchtpaar		18° C.	25° C.
VI.	♂7 × ♀5	4. 6. 250	1. 6. 889
			2. 6. 867
			3. 6. 906
			5.—7. 6. 927
			(Mittel: 6. 910)

In Tabelle 12 sind die einzelnen Zuchtpaare mit römischen, die von ihnen unter verschiedenen Temperaturbedingungen erzielten Bruten nach ihrer zeitlichen Folge mit arabischen Nummern bezeichnet. Die mittlere Strahlzahl der einzelnen Bruten entsprach also gänzlich unabhängig von der Aufeinanderfolge des Wechsels der Temperaturen stets derjenigen Temperatur, welcher das Weibchen während seiner Trächtigkeit ausgesetzt war: je höher die letztere, desto höher auch die Strahlzahl seiner Nachkommenschaft. Neben dem Einfluß der Temperatur auf diese machte sich allerdings auch stets der der Vererbung bei den Nachkommen verschiedener Zuchtpaare geltend. — Die Dauer der Trächtigkeit währte bei hoher Temperatur nur einen, bei niedriger mehr als $2^1/_2$ Monat.

Bei *Lebistes* übt demnach die Temperatur während der Embryonalentwicklung der Jungen einen mit Sicherheit nachweisbaren, positiv gerichteten Einfluß auf die Strahlzahl ihrer Rückenflosse aus.

---

5. Vererbungsversuche. — Endlich wandte sich der Verf. demjenigen inneren Faktor zu, der bereits wiederholt bei der Betrachtung der Geschwisterschaften von *Zoarces* und *Lebistes* hervortrat, der Vererbung. Er stellte neuerdings (1918) sehr sorgfältige Zuchtversuche über den Einfluß der Vererbung auf die Strahlzahl der Flossen von *Lebistes reticulatus* an.

Bei dieser Art hat die Rückenflosse 5—8, in der Regel 7 Strahlen. Seit 1915 waren zwei Stämme derselben auf möglichst hohe und auf möglichst niedrige Strahlzahlen hin gezüchtet worden. Der Verf. richtete nun zwei Aquarien, A und B, ohne Pflanzenwuchs, mit Durchlüftung und mit bis auf 0,1° C. konstanter Wassertemperatur von 25° ein, zerlegte jedes derselben durch ein Gitter aus dünnen Glasröhren in zwei Abteilungen, so daß die Wassermassen in diesen beiden Abteilungen in jeder Hinsicht gleichartig blieben, und besetzte jedes der beiden Aquarien in seiner einen Abteilung mit einem Zuchtpaar mit acht-, in seiner andern mit einem solchen mit sechsstrahliger Rückenflosse. Es wurden also im ganzen vier Zuchtpaare verwendet, von welchen die beiden mit hoher Strahlzahl dem auf diese hin, die mit niedriger dem auf letztere hin gezüchteten Stamm entnommen waren. Pflege und Fütterung der in beiden, Seite an Seite stehenden Aquarien gehaltenen Tiere war gleich. Eine ungleichartige Einwirkung der äußeren Bedingungen war somit bei diesen Versuchen ausgeschlossen; ungleiche Ergeb-

nisse der Zuchtversuche konnten nur auf der Verschiedenheit der Zuchtpaare beruhen. Die Nachkommen derselben verhielten sich wie folgt (s. [4] p. 4—6):

Tabelle 13.

Aquarium:	A		B		
Zuchtpaar:	I. ♂6×♀6	II. ♂8×♀8	III. ♂6×♀6	IV. ♂8×♀8	Total
Strahlz. d. Nachk.	(4 Bruten)	(4 Bruten)	(4 Bruten)	(3 Bruten)	(15 Bruten)
6	25	—	23	—	48
7	62	10	51	3	126
8	—	54	—	40	94
Summe d. Nachk.	87	64	74	43	268
A	6,713	7,844	6,689	7,930	7,172
s	0,453	0,363	0,463	0,255	0,707

Verschiedene unter sich gleichartige Weibchen (I und III, II und IV) bringen also unter gleichen äußeren Bedingungen in bezug auf Mittel und Variabilität ähnliche Nachkommenschaft hervor, während nach Tab. 12 identische Weibchen unter ungleichen äußeren Bedingungen verschiedenartige Nachkommenschaft zur Welt brachten. Bei den Nachkommen findet von beiden elterlichen Extremen her eine Regression nach dem Mittel der Gesamtheit (etwa 7) hin statt.

Den Schluß der ersten Arbeit Schmidt's ([1] p. 340—345) bilden Erwägungen im Sinne W. Johannsen's über die genotypische und phänotypische Natur der Ursachen der Differenzierung von Lokalformen. Da der Verf. weitere experimentelle Untersuchungen betr. dieser Frage in Aussicht stellt, hält der Ref. es für angezeigt, erst deren Resultate abzuwarten, ehe er auf jene Erwägungen eingeht.

6. Zusammenfassung. — *Zoarces viviparus* L. ist eine in zahlreiche Lokalformen zerfallende, weil sehr seßhaft lebende Art. Die Verschiedenheiten dieser Lokalformen entsprechen nicht der geographischen Lage ihrer Fundorte; nahe beieinander lebende können in den untersuchten Merkmalen verschiedener sein, als weit voneinander entfernte. Übereinstimmend aber verhalten sich die einzelnen Lokalformen der verschiedenen dänischen Fjorde darin, daß sie gleichgerichtete Abänderungen mit dem Eindringen der Art von der offenen Seeküste her in die inneren geschützten und mehr brackischen Fjordwinkel erkennen lassen.

Untersucht man von einer und derselben Lokalform größere Fangproben, so stimmen diese untereinander im wesentlichen überein. Zerlegt man nun diese Fangproben nach dem individuellen Lebensalter der Tiere in Jahresklassen, so findet man nur noch in einigen Merkmalen Übereinstimmung, in anderen dagegen eine merkliche Verschiedenheit derselben. Teilt man endlich diese Jahr-

gänge in Geschwisterschaften auf, so zeigen sich überraschend große Unterschiede der letzteren in sämtlichen Merkmalen, welche die zwischen verschiedenen Lokalformen bestehenden oft weit übertreffen und in erster Linie durch die individuelle Abkunft der Geschwisterschaften, also durch Vererbung, bedingt erscheinen. Die durchschnittliche Variabilität der Geschwisterschaften einer Lokalform aber ist kleiner als die der letzteren selbst.

Eine Lokalform ist demnach nur scheinbar konstant. Sie stellt eine Mischung sehr verschiedenartiger Geschwisterschaften verschiedener Jahrgänge dar, und die Mittelwerte ihrer Merkmale hängen in erster Linie von dem quantitativen Verhältnis der Geschwisterschaften, nur in zweiter von den äußeren Lebensbedingungen ab.

Von äußeren Lebensbedingungen wurden der Einfluß des Salzgehalts und der der Temperatur untersucht. Ein Vergleich von Lokalformen verschiedener Fischarten, die in Meeresgebieten ungleichen Salzgehalts leben, ließ keinen bestimmt gerichteten Einfluß desselben auf die untersuchten Merkmale erkennen. Dagegen ergaben sehr präzise Versuche an einem lebendgebärenden Cyprinodonten (*Lebistes*) eine deutlich nachweisbare, positiv gerichtete Wirkung der Temperaturhöhe, welcher die Jungen der verschiedenen Bruten eines und desselben Weibchens während ihrer Embryonalentwicklung ausgesetzt waren, auf die Strahlzahl der Rückenflosse.

Zuchtpaare von *Lebistes* mit entweder hoher oder niedriger Strahlzahl der Rückenflosse, welche unter genau gleichen äußeren Bedingungen gehalten wurden, ergaben in je einem Doppelversuch Nachkommen, die ausgeprägte regressive Erblichkeit dieses Merkmals erkennen ließen. Die Vererbung ist demnach ein weiterer wichtiger Faktor der Differenzierung von Lokalformen.

Literatur.

[1] Johs. Schmidt, Racial Investigations. — I. *Zoarces viviparus* L. and local races of the same. Compt. Rend. Trav. Labor. Carlsberg Vol. XIII, 3. Livr. p. 277–397, pl. I—III. 1917.

[2] Johs. Schmidt, Racial Investigations. — II. Constancy investigations continued. Ibid. Vol. XIV, Nr. 1, p. 1—19. 1917.

[3] Johs. Schmidt, Racial Studies in Fishes. I. Statistical investigations with *Zoarces viviparus* L. Journ. of Genetics, Vol. II, Nr. 2, p. 105–118, pl. VII. 1918.

[4] Johs. Schmidt, Race-Undersøgelser. — III. Experimentelle Konstans- og Arvelighedsundersøgelser med *Lebistes reticulatus* (Peters) Regan. Meddelels. Carlsberg Lab. Bd. XIV, Nr. 5. 1919.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band **September 1919** **Nr. 9**
ausgegeben am 30. September 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: **F. Alverdes**, Die gleichgerichtete stammesgeschichtliche Entwicklung der Vögel und Säugetiere. S. 385.
E. Hesse, *Lucilia* als Schmarotzer. S. 401.
B. Klatt, Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes. S. 406.
P. Schieffer decker, Über die Differenzierung der tierischen Kaumuskeln zu menschlichen Sprachmuskeln. S. 421.

Die gleichgerichtete stammesgeschichtliche Entwicklung der Vögel und Säugetiere.

Von Dr. Friedrich Alverdes, Halle a. S., Zoolog. Institut.

Unter „unabhängiger Entwicklungsgleichheit“ oder „Homöogenesis“ versteht Eimer die Erscheinung, daß im Verlaufe der Phylogenese bei verschiedenen Tier- oder Pflanzengruppen die gleichen Charaktere selbständig zur Ausbildung gelangen können; die betreffenden systematischen Einheiten haben während ihrer Stammesgeschichte eine in gleicher oder ähnlicher Richtung verlaufende Entwicklung durchgemacht. Auf diese Weise erklärt Eimer bei Schmetterlingen eine Reihe von Vorkommnissen, die früher als Mimikry gedeutet wurden[1]).

1) In einer nach Fertigstellung vorliegender Zeilen erschienenen Arbeit: „Der Generationswechsel bei Pflanzen und Tieren als Wechsel verschiedener Morphoden“ (Bd. 38 dieser Zeitschrift) belegt Fr. J. Meyer mit dem Namen „Homoiogenesis“ den Wechsel von getrenntgeschlechtlichen und hermaphroditen Morphoden. Nach-

Auch Steinmann spricht in seinen „geologischen Grundlagen der Abstammungslehre“ von einem parallelen Verlauf des phylogenetischen Entwicklungsganges; doch ist hierunter etwas ganz anderes zu verstehen als unter der Homöogenesis Eimer's. Steinmann glaubt, die heute lebende Tier- und Pflanzenwelt polyphyletisch von den ausgestorbenen Formen herleiten zu können, und zwar in der Weise, daß aus einzelnen Gruppen der einen Klasse auf Grund einer Parallelentwicklung ebensoviele jüngere Gruppen hervorgehen, die dann von den Systematikern ihren gemeinsamen Charakteren nach wieder einer anderen Klasse zugerechnet werden. Die Homöogenesis Eimer's ist demgegenüber ein Ähnlichwerden verschiedener Arten von einander unähnlichen Ahnentypen aus.

Wohl einmütig ist die Ablehnung, die seitens der Zoologen und Anatomen Steinmann's Theorie erfahren hat. Denn bei einer gründlicheren morphologischen Betrachtungsweise ist dieselbe wenigstens in der Form, wie sie von Steinmann und seinen Schülern verfochten wird, unhaltbar.

Es war der große Fehler Steinmann's, daß er Konvergenzerscheinungen als den Ausdruck stammesgeschichtlicher Zusammengehörigkeit hinnahm. So führt er beispielsweise die Waltiere polyphyletisch auf mesozoische Meeressaurier zurück und zwar die Bartenwale auf die Thalattosaurier, die Physeteriden auf die Plesiosaurier und die Delphiniden auf die Ichthyosaurier. Er stützt sich dabei lediglich auf ein paar äußere Merkmale dieser Tiergruppen wie Körpergröße, Profil des Hinterhauptes, Verlauf der Nasengänge sowie Zahl der Zähne, Finger und Fingerglieder u. dgl.; die grundlegenden morphologischen Verschiedenheiten läßt er wie stets, so auch hier, ganz außer acht.

Wenn ich im folgenden von einer gleichgerichteten stammesgeschichtlichen Entwicklung der Vögel und Säuger spreche, so habe ich dabei nicht etwa eine Parallelität nach Steinmann, sondern eine „unabhängige Entwicklungsgleichheit“ im Auge, welche beim Vergleich der beiden Klassen miteinander hervortritt.

Angaben über Homöogenesis finden sich häufig in der zoologischen, botanischen und paläontologischen Literatur. Allerdings denkt heutzutage der Paläontologe, wenn er von paralleler Entwicklung spricht, meist weniger an eine solche im Eimer'schen als vielmehr an eine solche im Sinne Steinmann's. Schon Darwin kannte das selbständige Auftreten des gleichen Charakters bei verschiedenen Arten, eine Erscheinung, die er „analogous or parallel Variation“ nannte.

---

dem aber dieser Terminus durch Eimer bereits für die „unabhängige Entwicklungsgleichheit“ festgelegt wurde, halte ich die durch Meyer vorgeschlagene Anwendung desselben für unzweckmäßig.

Gräfin Linden stellt in den verschiedensten Gastropodenfamilien das Wiederkehren nicht nur derselben Skulptur und Zeichnung, sondern auch der äußeren Gestalt der Schneckengehäuse fest, ohne daß die Träger der letzteren in irgendwelcher verwandtschaftlicher oder biologischer Beziehung zueinander ständen.

In systematischen Arbeiten sind Hinweise auf eine unabhängige Entwicklungsgleichheit nicht selten. Nach Sarasin zeigen eine ganze Reihe von Vogelarten auf den Loyalty-Inseln melanotische Tendenzen. Stresemann deutet im Sinne Eimer's als Resultat unabhängiger Konvergenz der Entwicklungsrichtung bei Vögeln eine Erscheinung, die seit Wallace als Schulbeispiel der Mimikry galt.

Der auf Buru lebende Vertreter der Gattung *Philemon* ist von demjenigen auf Seran sehr verschieden, ebenso wie die Angehörigen der Gattung *Oriolus* auf diesen beiden Inseln untereinander erhebliche Unterschiede zeigen. Auffallend ist nun, daß sich auf Buru *Oriolus bouruensis* und *Philemon moluccensis* sehr ähnlich sind, ebenso wie sich auf Seran die Vertreter dieser beiden Gattungen untereinander gleichen. Nach Wallace soll *Philemon* das Vorbild, *Oriolus* der nachahmende Vogel sein, wodurch der letztere vor seinen Feinden geschützt sei. Nach Stresemann wäre dagegen die gegenwärtige Färbung auch dann erreicht worden, wenn nur der Meliphagide oder nur der Pirol auf Buru resp. Seran gelebt hätte. Es sollen auf den genannten Inseln jeweils die gleichen von der Außenwelt ausgehenden Reize bei den beiden Gattungen die gleichen Charaktere hervorgerufen haben.

Über Konvergenz bei Muscheln berichtet Stromer in seiner Paläozoologie. Semper stellt an fossilen Brachiopoden „in einer Fauna parallele Modifizierungen bei mehreren unter sich durchaus nicht nahe verwandten Arten" fest und „daß die gleichen Modifizierungen sich zu allen Zeiten gelegentlich einstellen, ohne daß ein genetisch engerer Zusammenhang zwischen den modifizierten Arten besteht". Den umgestaltenden Einfluß kennen wir nicht; wenn wir die Abänderung als Anpassung deuten, so ist sie damit auf äußere Einflüsse zurückgeführt.

Hanstein weist in seiner „Biologie der Tiere" auf das Auftreten ähnlich gestalteter Arten in ganz verschiedenen, durchaus nicht näher verwandten Tiergruppen hin, die eine ähnliche Lebensweise führen. Er vergleicht dabei Spitzmäuse und echte Mäuse, die amerikanischen Maulwurfmäuse mit den echten Maulwürfen, die Spitzhörnchen mit den Eichhörnchen, Ameisenbeutler und Erdferkel, Kängurus und Springmäuse u. s. w.

Klinghardt wird demnächst in einer Arbeit über „Vergleichende Anatomie und Biologie der Rudisten" (Verlag der Gesellsch. naturforsch. Freunde, Berlin) Untersuchungen über Konvergenz veröffentlichen.

Dacqué spricht davon, „daß zu gleichen geologischen Zeiten unter den Tiergruppen ein gewisser gleichartiger Baustil herrscht". „Gewisse Eigentümlichkeiten kehren dann bei einer ganzen Anzahl nicht unmittelbar verwandter Gattungen und Arten wieder, gerade als würden die Lebensumstände Formenerscheinungen fordern, denen alle Typen nachzukommen streben." „Heterogene Formen bilden also zur selben Zeit gleiche Typen aus, die bei nicht allzu entfernter Stammeszugehörigkeit geradezu konvergent identisch werden können."

Mit anderen Worten: die neuen Typen, welche im Laufe der Erdgeschichte unablässig aus den alten Formen hervorgehen, erscheinen in ein und derselben geologischen Zeit oft untereinander ähnlich, so daß gewisse Merkmale geradezu für bestimmte Erdperioden charakteristisch genannt werden können.

Ob nun das Auftreten neuer Formen ganz unabhängig von erdgeschichtlichen Ereignissen sich vollzieht, wie Dacqué will, erscheint mir sehr fraglich, denn dann wäre eine Parallelität in der Ausbildung dieser Variationen ganz unverständlich. Viel wahrscheinlicher ist es, daß ganz bestimmte Veränderungen der Außenbedingungen dafür verantwortlich zu machen sind, wenn jeweils bei einander fernstehenden Formen die gleichen oder ähnliche Merkmale hervortreten.

Mit den Eimer'schen Anschauungen decken sich z. T. die Ausführungen von Abel, der im Anschluß an Osborn den Versuch einer genaueren Begriffsscheidung gemacht hat. Abel unterscheidet scharf zwei verschiedene Arten gleichgerichteter Abänderung und zwar 1. die parallele und 2. die konvergente Adaptationsform. Letztere setzt er den „analogen Ähnlichkeiten" Darwin's gleich. Der wesentliche Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen ist der, daß bei den miteinander verglichenen Tiergruppen im ersteren Falle der morphologische Bau der betreffenden Organe gleich, im letzteren Falle mehr oder weniger verschieden ist.

Die parallele Adaption spricht sich in einer homodynamen Funktion homologer Organe aus. Die gleiche Umformungsursache — sei es das Vorhandensein oder Fehlen eines Reizes — hat bei gleichem morphologischem Bau die gleichen Umformungsresultate hervorgerufen, so bei *Balaenoptera* und *Halitherium* eine Reduktion des Beckens. Dies trifft auch in den Fällen zu, wo die Lebensweise der betreffenden Tiere eine verschiedene ist, wie bei der Ausbildung der Zwischenfingerhaut von *Chironectes* und *Galeopithecus*.

Die konvergente Anpassung charakterisiert sich in homodynamer Funktion heterogener Organe. Auch hier kann die Lebensweise verschieden sein, wenn nur die Umformungsursache die gleiche ist. Der morphologische Bau des Organs und die von ihm durchlaufenen

Entwicklungsstufen sind in jedem Falle mehr oder minder verschieden (vgl. die Reduktion der Seitenzehen von *Dipus* und *Macropus* und die Verkümmerung der Augen bei Tiefsee-, Grab- und Höhlentieren). Selbst dort, wo sowohl Lebensweise wie Umformungsursache verschieden ist, kann unter Umständen ein ähnliches Umformungsresultat entstehen. Es ergibt sich somit, daß sich die „konvergente" Entwicklung Abel's mit der „unabhängigen Entwicklungsgleichheit" Eimer's im wesentlichen deckt. Abel nennt als Beispiel für diese Unterabteilung unter anderem Haarlosigkeit bei Walen, Sirenen, Elefanten etc. und bei Hund und Mensch. Hinsichtlich des Menschen ist es zweifelhaft, ob er die gelegentlich als Abnormität auftretende Atrichie oder die normale, im Vergleich zu anderen Säugetieren geringe Behaarung meint; beim Hund denkt er zweifellos an Atrichie. Nun sind aber die Haarlosigkeit der Wale und die gelegentliche Atrichie beim Hund unbedingt zwei ganz verschiedene Dinge. Haecker nennt regressive Mutationen wie Albinismus, Atrichie etc. „generelle oder universelle Variationen"; dieselben sind zuweilen neue Rassenmerkmale und verdanken verhältnismäßig einfachen Ursachen, in der Regel einer Entwicklungshemmung, ihre Entstehung und können spontan bei einzelnen Individuen der verschiedensten Gruppen auftreten, ohne im allgemeinen einen Einfluß auf die Phylogenese zu gewinnen. Der Verlust der Haare bei Walen und beim Menschen müssen wir uns im Gegensatz zu diesen generellen Variationen als durch allmähliche Anpassung erworben denken; wie diese letztere im einzelnen vor sich ging und inwieweit vielleicht auch hier Mutationen eine Rolle spielten, wissen wir allerdings vorerst nicht.

Ich muß hier noch auf eine weitere Reihe von Begriffen eingehen, die mit den vorhergehenden in gewissem Zusammenhang stehen. Haecker (1909) versteht unter „Überschlägen" oder „Transversionen" ein „partielles aberratives Übergreifen oder Überspringen einer Spezies auf die normalen Formverhältnisse und Merkmalskomplexe eines benachbarten, aber in der Gegenwart scharf abgegrenzten Verwandtschaftskreises". Teilweise decken sich die Transversionen mit dem Begriff: „analogous or parallel Variation", den Darwin schuf.

Ein Beispiel für Transversionen ist der weiße Halsring, welcher bei 8 einheimischen Vogelarten als gelegentliche Aberration gefunden wird, während er bei 3 einheimischen Vogelspezies (*Emberiza schoeniclus*, *Phasianus torquatus* und *Anas boschas*) ein Artmerkmal darstellt. Die Anlage zur Ausbildung eines weißen Halsringes steckt also offenbar in vielen Vogelspezies, wird aber normalerweise bei den wenigsten Arten geweckt und tritt deshalb bei den übrigen Formen in der Regel nicht in die Erscheinung. Haecker (1918) erklärt dies Verhalten durch die „Pluripotenz",

Hierunter ist zu verstehen „die in jedem Organismus — nicht bloß der Art und Rasse, sondern in jedem einzelnen Individuum — vorhandene virtuelle Fähigkeit, unter besonderen, die Lebensfähigkeit nicht berührenden Bedingungen bestimmte, vom Typischen abweichende Entwicklungsrichtungen einzuschlagen, also das Vorhandensein einer größeren, aber nicht unbegrenzten Zahl von Potenzen oder Entwicklungsmöglichkeiten . . .“

Auch ein von Haecker zitierter Satz Zederbauer's sei wiedergegeben: „Die Variabilität ist eine Eigenschaft der Organismen wie die Wachstums- und Fortpflanzungsfähigkeit. Wie diese bei ähnlichen Arten, Gattungen und Familien ähnlich ist, so auch die Variabilität.“ Also: die Variation schlägt bei den Individuen der gleichen Rasse und Art sowie bei verschiedenen Arten, Gattungen und Familien vielfach die gleiche Richtung ein; die Zahl der Variationsmöglichkeiten ist eine begrenzte.

In seinen Ausführungen stellt Haecker zunächst die Frage beiseite, ob es sich bei diesen Variationen um solche erblicher oder nicht erblicher Natur handelt, ob also Mutationen oder Modifikationen im Sinne Baur's vorliegen.

Wir sehen also, es gibt Merkmale, die bei der einen Art als individuell sich herausbildende Variation, bei der anderen Art aber als spezifischer Charakter auftreten. Nun handelt es sich bei Transversionen immer um solche Eigenschaften, die neben den anderen für das Leben bedeutungsvollen, durch Anpassung erworbenen Charakteren herlaufen, ohne anscheinend für den Bestand der Art von Wichtigkeit zu sein. Dies geht ja auch schon daraus hervor, daß die betreffenden Merkmale ohne Schaden für die in Frage kommenden Individuen anwesend sein oder fehlen können. Es wäre denkbar, daß im Verlauf der Phylogenese unter Umständen aus einer Transversion ein Artmerkmal werden kann; z. B. könnte der weiße Halsring außer bei den 3 obengenannten einheimischen Arten durch Häufung der Fälle noch bei einer vierten zu einer für die Art charakteristischen Merkmal werden. Andererseits wieder könnte künftighin aus irgendwelchen Gründen bei einer der 3 Arten der weiße Halsring als Artcharakter verschwinden und nur mehr gelegentlich bei einzelnen Individuen auftreten; dann wäre umgekehrt aus einem Artmerkmal eine Transversion geworden.

Ich halte es nicht für müßig, noch auf eine letzte Art „ähnlicher Entwicklung“ aufmerksam zu machen. Wir finden bei den Nashornkäfern in ähnlicher Weise wie bei den Nashörnern auf dem Vorderende des Kopfes ein spitzes Horn aufgesetzt. Nun ist es aber nichts als eine rein äußerliche Ähnlichkeit, wenn sich bei diesen beiden Tieren an dem in der Bewegungsrichtung liegenden Körperende und zwar auf der dem Erdboden abgewandten Körperseite ein Horn erhebt; denn morphologisch und funktionell haben

die beiden Gebilde miteinander gar nichts zu tun. Anders ist die Grabschaufel des Maulwurfs und der Maulwurfsgrille einzuschätzen; diese beiden Bildungen stehen zwar nicht morphologisch, wohl aber funktionell miteinander in Beziehung und fallen daher unter den Begriff der „konvergenten Adaptation". Für den Fall der Hornbildung bei Nashörnern und Nashornkäfern schlage ich einen besonderen Terminus: „äußerliche Ähnlichkeit" vor, um hervorzuheben, daß in diesem Falle keinerlei Beziehungen zwischen den beiden miteinander verglichenen Gebilden bestehen. Hier noch von einer Analogie sprechen hieße diese Bezeichnung des letzten Restes von begrifflicher Schärfe entkleiden. Überhaupt wäre es meines Erachtens am Platze, das durch verschiedenartige Anwendung recht vieldeutig gewordene Wort „Analogie" gänzlich auszuschalten. Die von Osborn und Abel geprägte Nomenklatur zusammen mit der Haecker'schen läßt eine hinreichend präzise Bezeichnungsweise zu.

Unter gewissen Umständen werden sich im Verlaufe der Phylogenese die Erscheinungen der Parallelität und Konvergenz derart häufen, daß man sagen kann, die betreffenden Gruppen seien auf Grund einer Anzahl gleichartiger Eigenschaften, die sie unabhängig voneinander erwarben, gemeinsam in eine andere Organisationsstufe eingetreten. Diese letztere wird sich vielfach als eine vollkommenere darstellen; die betreffenden Formen wären dann also auf Grund der durchlaufenen Entwicklung nebeneinander in eine höhere Stufe der Organisation aufgerückt.

Vögel und Säuger haben im Sinne dieser Formulierung eine gleichgerichtete Entwicklung durchgemacht (im Abel'schen Sinne in bezug auf einzelne Organe eine parallele, in bezug auf andere Organe eine konvergente Entwicklung). Um dies zu erläutern, muß ich auf einige allbekannte Tatsachen eingehen, die sich in jedem Lehrbuche vorfinden.

Stammesgeschichtlich leitet sich weder die eine Klasse von der anderen her, noch lassen sie sich direkt auf die gleiche Wurzel zurückführen. Daher müssen die übereinstimmenden Merkmale, welche sie gemeinsam vor allen anderen Klassen auszeichnen, sich notwendigerweise in beiden Gruppen unabhängig voneinander ausgebildet haben. Die anatomische Betrachtung zeigt eine nicht unbedeutende Kluft zwischen Säugern und Vögeln und weist den letzteren einen Platz in der Nähe der Reptilien zu. Bekanntlich vereinigt Huxley sogar Vögel und Reptilien unter dem Namen Sauropsiden.

Charakteristisch für Vögel und Säuger ist die Art der Körperbedeckung durch Federn resp. durch Haare. Wenn nun aber auch diese beiden Bildungen in gleicher Weise als Wärmeschutz funktionieren, so hat man sie darum doch noch nicht als homolog anzusehen (siehe Brandt, Emery, Maurer, de Meijere, Römer

u. a.); die Federn sind als umgewandelte Reptilienschuppen aufzufassen.

Schuppen kommen auch bei manchen Säugetieren vor; dieselben sind zwar nach Weber denen der Reptilien nicht völlig homolog, unterscheiden sich von ihnen aber nur in untergeordneten Punkten; jedenfalls entstammen beide phylogenetisch einem gemeinsamen Boden. Bei Anwesenheit von Schuppen sind die Haare in regelmäßiger Weise zwischen diesen angeordnet (Weber). Eine derartige Stellung der Haare läßt sich ebenfalls bei schuppenlosen Säugetieren nachweisen (Weber, de Meijere, Stöhr); Haare sind also Bildungen, die neben den Schuppen entstanden sind; nach der vielumstrittenen Theorie von Maurer sollen sie sich aus Nervenendhügeln von Wasserbewohnern herleiten.

Neuerdings haben sich freilich mehrere Forscher auf den Standpunkt gestellt, daß Haar und Feder in naher phylogenetischer Beziehung stehen (siehe Wiedersheim). Der Ursprungsort des Haares soll sich in der Mitte der Schuppenfläche finden. Dieser Ansicht gegenüber scheint mir jedoch die ältere oben dargestellte Auffassung größere Wahrscheinlichkeit zu besitzen.

Aber selbst angenommen, die letztgenannten Angaben würden sich bestätigen, so sind Haare und Federn immer noch nicht homolog im strengsten Sinne, denn die Feder entspricht einer ganzen Reptilienschuppe oder doch dem größten Teile einer solchen, die Haare repräsentieren dagegen nur jeweils einen kleinen Teil des Schuppengebietes. Ferner ist mit Rücksicht auf die Verschiedenheiten in Bauart und Entwicklung eine Herleitung der beiden Epidermoidalbildungen aus einer gemeinsamen Urform, die sich bereits über die Reptilienschuppe hinausentwickelt hatte, auszuschließen; vielmehr müssen die beiden Klassen ihr charakteristisches Kleid unabhängig voneinander erworben haben.

Verschiedenartige Anhänge der Epidermis stellten also die Vorfahren der Vögel und der Säuger aus der Notwendigkeit heraus, ihren Körper mit einer wärmenden Hülle zu umgeben, in Dienst. Ein Bedürfnis nach solchem Schutz ergab sich wohl in dem Augenblick, als die Warmblütigkeit ausgebildet wurde. Reptilienschuppen waren nicht imstande, denselben in genügendem Maße zu gewähren; es mußte daher eine neue Bekleidung geschaffen werden, welche sich hierfür in höherem Maße eignete. Wenn nun bei Vögeln und Säugetieren nichthomologe Bildungen dem gleichen Zwecke dienstbar gemacht sind, dann ist es zum mindesten sehr wahrscheinlich, daß die beiden Klassen ihre Warmblütigkeit unabhängig voneinander erwarben.

In einem gewissen Zusammenhang mit der Homöothermie steht vielleicht eine Besonderheit im Bau des Herzens. Übereinstimmend ist bei Vögeln und Säugern eine vollständige Teilung in eine rechte

und linke Hälfte erfolgt. Die Tendenz zu einer derartigen Trennung zeigt sich bereits bei Amphibien und Reptilien, durchgeführt ist dieselbe aber nur bei den Warmblütern.

Die höheren Anforderungen, die die Warmblütigkeit an den gesamten Stoffwechsel stellte, machte offenbar eine gänzliche Scheidung von Körper- und Lungenkreislauf zur Notwendigkeit. Da diese Scheidung bei allen niederen Formen nur eine mehr oder minder unvollkommene ist, so steht zu vermuten, daß sie sich — vielleicht Hand in Hand mit der Homöothermie — bei Vögeln und Säugern selbständig entwickelte.

Interessant ist das Verhalten der Aortenbögen. Die Vögel besitzen bekanntlich nur mehr den rechten, die Säugetiere den linken. Bei den Warmblütern schwand offenbar im Verlaufe der Phylogenese die Notwendigkeit, zwei Aortenbögen auszubilden. Einer mußte der Rückbildung verfallen; bei den Vögeln wurde der linke, bei den Säugetieren der rechte ausgeschaltet[2]).

Was Vögel und Säuger ganz besonders vor allen anderen Wirbeltieren auszeichnet, das ist ihre höhere Intelligenz. Wir finden bei den meisten Vertretern der beiden Klassen ein ausgesprochenes Familienleben; die Eltern pflegen und verteidigen, wenn es nötig ist, die junge Brut. Ähnliche Verhältnisse liegen nur selten bei niederen Vertebraten vor. Auch die Beziehungen der Geschlechter zueinander gestalten sich bei den Warmblütern reicher, sei es, daß die Männchen durch Balzen, Gesang und zur Schau Tragen eines prächtigen Gefieders die Gunst der Weibchen zu erringen suchen (Vögel), sei es, daß die Männchen um den Besitz der Weibchen lebhafte Kämpfe ausfechten (Säugetiere). Die gehobene Intelligenz spricht sich fernerhin in der Gelehrigkeit aus, wie wir sie bei Vögeln und ganz besonders bei Säugern antreffen.

Eine interessante Gleichartigkeit in der psychischen Entwicklung, auf die mich hinzuweisen Herr Professor Haecker die Liebenswürdigkeit besaß, spricht sich auch in folgendem aus. Blau und Rot sind nach Haecker (siehe Haecker und Meyer) bei Vögeln exquisite Schmuckfarben; es finden sich stets nur rote und blaue

---

2) Ähnliche Entwicklungstendenzen, bei welchen ein Organsystem durch Rückbildung eines seiner Teile eine Vereinfachung erfährt, sehen wir vielfach im Tierreich. Es soll ein Beispiel aus einer ganz anderen Tierklasse herausgegriffen werden, deren Vertreter eine Vereinfachung ebenfalls auf zwei verschiedenen Wegen erreicht haben. Aus der Tatsache, daß der Ovidukt bei der überwiegenden Mehrzahl der rezenten Ögopsiden und Octopoden paarig auftritt, darf man wohl schließen, daß dies für alle Cephalopoden das ursprüngliche Verhalten darstellt. Bei manchen Formen scheint nun im Laufe der Entwicklung das Bedürfnis, zwei Ovidukte auszubilden, abhanden gekommen zu sein; bei den Nautiliden rudimentierte daher der linke soweit, daß er funktionsunfähig wurde; bei anderen Cephalopoden schwand dagegen der rechte und zwar vollständig. Auch hier sehen wir, wie die Vereinfachung bei den verschiedenen Formen auf verschiedene Weise erzielt wird.

Farbenflecke auf andersfarbenem Untergrunde aufgesetzt, niemals ist das Umgekehrte der Fall. Augenscheinlich handelt es sich also um besondess wirksame Schmuckfarben, die die Augen der Vögel in höherem Maße reizen als andere Farben. Nach Haecker sind Braun, Schwarz und Weiß die ältesten Vogelfarben; aus dem Braun entwickelte sich das Grün, aus diesem das Gelb; die phylogenetisch jüngsten Farben sind Orange, Rot und Blau. „Die modernere, neuer erworbene Farbe steht zur ältern im Verhältnis vom Abzeichen zur Grundfärbung.“ Rot und Blau sind auf dem Gefieder zahlreicher Vögel, insbesondere bei Papageien vertreten; wir treffen diese Farben am Schnabel des Papageitauchers, an Kopf und Hals des Truthahns und am Halse des Kasuars.

Die gleichen Farben Rot und Blau finden sich aber auch als Zierfarben bei dem buntesten der Säugetiere, dem Mandrill, an einigen „Prädilektionsstellen“ des Körpers. Das Gesicht, namentlich des alten Männchens zeigt blaue Leisten, die mit Purpur abwechseln. Die Gesäßschwielen sind mit violetter, Genital- und Analgegend mit roter nackter Haut bedeckt. Offenbar kommt also der blauen und der roten Farbe sowohl im Liebesleben gewisser Vögel wie in demjenigen des Mandrills die gleiche wichtige Rolle als Anreizungsmittel zu.

Der Fortschritt in den psychischen Eigenschaften steht im engsten Zusammenhang mit der Entwicklung des Gehirns. Dasselbe hat sich bei Vögeln und bei Säugern gegenüber dem der anderen Wirbeltiere erheblich vergrößert und dadurch auch die Schädelkapsel zu einer nicht unbedeutenden Erweiterung genötigt. In beiden Fällen sind es sowohl Großhirnhemisphären wie Kleinhirn, die an Umfang zugenommen haben.

Das Großhirn der Vögel hat begonnen, den Lobus olfactorius und das Mittelhirn zu bedecken. Ähnliches gilt für die primitiven Säugetiere, wogegen bei den Primaten die Großhirnhemisphären, von oben her gesehen, die übrigen Hirnteile verdecken. Andere Säuger-Ordnungen zeigen alle Übergänge zwischen diesen zwei Extremen.

Nächst dem Großhirn besitzt bei Vögeln und Säugern das Kleinhirn das größte Volumen. In der Ausbildung desselben findet sich eine interessante Verschiedenheit zwischen beiden Klassen. Bei den Säugetieren ist dasselbe in seitliche Hemisphären und den medianen Wurm gegliedert; bei den Vögeln weist es — ähnlich wie bei den Reptilien — ein großes Mittelstück, das dem Wurm der Säuger entspricht, und kleinere seitliche Anhänge auf. Die an das Kleinhirn gestellten gesteigerten Ansprüche ließen also bei den Vögeln hauptsächlich den mittleren Teil, bei den Säugetieren neben diesem auch die Seitenteile heranwachsen.

Die höhere Intelligenz der Vögel und Säuger ist vielleicht als mittelbare Folge der von ihnen erworbenen Warmblütigkeit aufzufassen. Vermutlich begünstigte die letztere einen erhöhten Stoffwechsel im ganzen Organismus und also auch innerhalb des Gehirns, wodurch eine lebhaftere Funktion desselben ermöglicht wurde. Diese verstärkte Beanspruchung verursachte dann durch die von ihr ausgehende trophische Wirkung und durch Vererbung der einmal erreichten funktionellen Anpassung im Sinne von Roux bei den Angehörigen beider Klassen eine allmähliche Vergrößerung des Gehirns.

Mit dem sich fortentwickelnden Zentralnervensystem hielten die Sinnesorgane der Warmblüter gleichen Schritt. Bei den Vögeln und den meisten Säugern spielt das Auge dieselbe wichtige Rolle. Das Gehörorgan ist überall vorzüglich ausgebildet. Dies gilt auch für den Fall, daß, wie bei den Waltieren, der äußere Gehörgang in Anpassung an das Wasserleben einer Rückbildung anheimfiel (Kükenthal). Denn der eigentliche schallperzipierende Apparat ist von dieser Rudimentierung nicht ergriffen worden, sondern in vollem Umfang funktionsfähig geblieben, da der Körper des Tieres selbst die Vermittlung der Geräusche übernahm.

Bei den Vögeln ist im Bau des Gehörorgans den Reptilien gegenüber insofern ein Fortschritt festzustellen, als die Lagena eine erhebliche Vergrößerung erfahren hat. Bei Säugern ist dieselbe sogar spiral zur Schnecke eingerollt. Bei den Vögeln findet sich, in Nachahmung der Verhältnisse bei Säugern, Ohrmuschel und äußerer Gehörgang angedeutet, indem das Trommelfell in die Tiefe rückte. Also auch die Fortentwicklung des Gehörorgans ist bei Vögeln und Säugern in parallelen Bahnen erfolgt; die großen Verschiedenheiten, welche die beiden Klassen allein schon bezüglich der Gehörknöchelchen zeigen, lassen mit Sicherheit darauf schließen, daß Vögel und Säuger diese Vervollkommnung unabhängig voneinander erwarben.

Mannigfach sind innerhalb des Tierreiches die Apparate zur Tonerzeugung. Bei den höheren Wirbeltieren dient als solcher der in gewissen Teilen modifizierte Zuleitungsweg der Lungen. Gerade die Luftröhre erscheint zur Angliederung eines Stimmorgans hervorragend geeignet, da die ein- und ausströmende Luft bei Einschaltung passender Zwischenstücke kräftige Töne zu erzeugen vermag. So ist bereits bei den Fröschen und in vollkommenerer Weise bei den stimmbegabten Reptilien, namentlich bei den Geckos und beim Chamäleon, die Luftröhre kehlkopfähnlich ausgestaltet.

Bemerkenswert ist es, daß sich bei Vögeln und Säugern ganz verschiedene Abschnitte des Luftweges zum Stimmapparat umgeformt haben. Bei Säugetieren dient der eigentliche Kehlkopf (Larynx) als tonerzeugendes Organ; bei den Vögeln hat sich dagegen ein

solches an der Stelle entwickelt, wo sich die Luftröhre in die Bronchien teilt. Meist bilden die letzten Tracheal- und die ersten Bronchialringe gemeinsam diesen sogenannten unteren Kehlkopf (Syrinx); seltener ist es der Fall, daß die Trachea oder die Bronchien allein denselben liefern. Offenbar machte die erhöhte Intelligenz der Warmblüter die Möglichkeit einer wenn auch vielfach nur primitiven Verständigung wünschenswert und so bildeten Vögel und Säuger unabhängig voneinander einen Abschnitt ihrer Luftröhre zum Stimmapparat um. Näheres insbesondere bezüglich der Physiologie der Stimmerzeugung siehe bei Haecker „Der Gesang der Vögel".

Ein weiterer gemeinsamer Charakter der Warmblüter ist die Art des Ganges. Während bei Amphibien und Reptilien die Extremitäten eine mehr seitwärts gerichtete Stellung besitzen, sind die Beine der Warmblüter dem Körper in der Regel so angefügt, daß sie senkrecht nach abwärts weisen. Die Streitfrage, ob die großen mesozoischen Landsaurier in bezug auf ihre Beinstellung richtig rekonstruiert worden sind, ob also die Montierung ihrer Skelette mit säugerähnlicher Haltung der Extremitäten in den Museen zu Recht besteht, kann hier außer Betracht gelassen werden. (Näheres siehe bei Tornier.)

Die verschiedene Einlenkung und Stellung der Extremitäten bedingt bei wechselwarmen und warmblütigen Landwirbeltieren eine ganz verschiedene Art des Ganges. Sehen wir ab von extremitätenlosen Formen, so besteht die Fortbewegung der Amphibien und Reptilien im Vergleich zu der der meisten Warmblüter mehr in einem Dahingleiten über den Erdboden, bei dem sich die Bauchfläche nicht wesentlich über die Unterlage erhebt; nach Tornier sind bei Amphibien und Reptilien „die Gliedmassen nicht richtige Fortträger des Körpers, sondern wie Ruder an ihm wirkende Am-Boden-Entlangschieber". Man heißt die Reptilien deshalb wohl auch Kriechtiere.

Der Gang der Warmblüter stellt im Gegensatz zu dem der anderen Klassen fast allgemein ein Schreiten dar. Vielleicht, daß erst die Homöothermie den Warmblütern die ihnen eigentümliche Gangweise ermöglichte, indem der vermehrte Stoffumsatz eine erhöhte Beanspruchung der Beinmuskulatur ausglich.

Im Bau der Hinterextremität haben die Vögel eine ganz ähnliche Entwicklung wie die Huftiere durchgemacht. In beiden Fällen ist die Vielzahl der Knochen erheblich reduziert worden. Bei Vögeln verschmilzt der distale Teil des Tarsus mit den Metatarsen zum Tarsometatarsus, der proximale Teil mit der Tibia zum Tibiotarsus; die Fibula verschwindet bis auf unbedeutende Reste. So sind bei Vögeln nur mehr Femur, Tibiotarsus mit anhängendem Fibula-Rudiment, Tarsometatarsus und die Phalangen der Zehen

vorhanden. Bei Anwesenheit einer vierten Zehe findet sich ein zu dieser gehöriges kleines Metatarsale.

Die Huftiere bieten in bezug auf die Verschmelzung ihrer Extremitätenknochen kein so einheitliches Bild wie die Vögel. Bei den Condylarthren, den ursprünglichsten Huftieren aus dem Alttertiär, zeigt sich eben erst der Beginn einer in der angegebenem Richtung orientierten Entwicklung, indem an jeder Extremität die äußerste der vorhandenen fünf Zehen bedeutend kleiner ist als die übrigen. Von diesem Verhalten bis zu demjenigen des rezenten Pferdes, bei welchem sich nur mehr die mittlere Zehe vollständig erhalten hat, während die zweite und vierte als stark rückgebildete sogenannte „Griffelbeine" auftreten, finden sich innerhalb der Ordnung alle Übergänge.

Von verschiedenen Ahnentypen ausgehend, haben also Vögel und Säuger während ihrer phylogenetischen Vergangenheit eine in mancher Hinsicht gemeinsame Entwicklung durchlaufen, so daß sie sich heutzutage in vielen Punkten gleichen. Oder, gemäß der eingangs gewählten Formulierung, es sind die beiden Klassen nebeneinander und unabhängig voneinander in eine höhere Organisationsstufe aufgestiegen. Zeugnis für ihre verschiedene Abstammung legen die großen morphologischen Unterschiede ab, welche von dieser parallel gerichteten Fortentwicklung nicht verwischt werden konnten.

Offenbar stehen in der Organismenwelt niemals unendlich viele Möglichkeiten für die Weiterentwicklung zur Verfügung; vielfach ist die Zahl der letzteren wohl nur eine recht beschränkte (vgl. Eimer, Gräfin Linden). Wird die für die Gesamtheit der Tiere in Betracht kommende Zahl der Variationsmöglichkeiten erwogen, so mag dieselbe zwar unendlich erscheinen; für die einzelne systematische Gruppe ist sie dagegen meist nur gering.

Wenn dann erst einmal von seiten zweier Gruppen ein gemeinsamer Schritt in gleicher Richtung geschah, so sind sie bei allen sonstigen Verschiedenheiten anscheinend oftmals gezwungen, auch weiterhin in ihrer Entwicklung gleichlaufende Wege einzuhalten. Im Falle der Vögel und Säugetiere ist ein solcher erster gemeinsamer Schritt im Übergang zur Warmblütigkeit zu erblicken. Was zu ihrem Auftreten den Anstoß lieferte, wird sich wohl schwer entscheiden lassen. Wir sahen, daß sich dieselbe bei den beiden Klassen wahrscheinlich selbständig ausbildete. Durch die gemeinsame Abänderung eines so lebenswichtigen Charakters, wie ihn die Körpertemperatur darstellt, wurde bei Vögeln und Säugern im wesentlichen der fernere Verlauf der Phylogenese bestimmt. Gewissermaßen zwangsläufig nahm dieselbe einen durch weitere gemeinsame Umwälzungen gekennzeichnete Richtung.

Es bildete sich ein Kleid aus Federn und aus Haaren, welches eine Steigerung der Körpertemperatur bis zu den von rezenten Formen erreichten Wärmegraden wohl überhaupt erst ermöglichte. Bei den Vögeln lieferten umgewandelte Schuppen, bei den Säugetieren zwischen solchen hervorsprossende Haare die wärmende Decke.

Die höhere Temperatur hatte eine vermehrte Tätigkeit aller Organe zur Folge; nicht nur die Muskulatur, sondern auch Gehirn und Sinnesorgane wurden zu größeren Leistungen befähigt. Diese gesteigerte Funktion bedingte im Verlauf der Phylogenese eine Vervollkommnung und zum Teil Vergrößerung der betreffenden Organe. Interessant ist es dabei, zu beobachten, wie die beiden Klassen der stärkeren Beanspruchung unter Umständen auf verschiedene Weise gerecht wurden.

Die Vergrößerung des Gehirns kam in einer Hebung der Intelligenz zum Ausdruck; durch Ausbildung eines Stimmorgans wurde dem auftretenden Bedürfnis nach Verständigung Rechnung getragen.

Vielleicht steht auch die vollständige Trennung der rechten und linken Herzhälfte mit der Warmblütigkeit in Zusammenhang, indem die Anforderungen, die bei erhöhtem Stoffumsatz an alle Kreislaufsorgane gestellt wurden, die unrationelle Vermischung des aus Körper und Lunge stammenden Blutes nicht mehr gestatteten, selbst wenn es sich, ähnlich wie bei Reptilien, nur mehr um geringe Mengen gehandelt hätte.

Nach der hier vertretenen Auffassung war also die Ausbildung eines ersten gemeinsamen Charakters, der Warmblütigkeit, Anstoß zu einer Zahl weiterer gleichgerichteter Schritte in der phylogenetischen Entwicklung, die dazu führten, daß Vögel und Säuger eine in vielen Punkten ähnliche Organisation erreichten.

Eine derartige Entwicklungsgleichheit wird für uns am leichtesten bei denjenigen Gruppen nachzuweisen sein, die aus irgendwelchen Gründen unter die gleichen Lebensbedingungen traten.

Ein Beispiel bilden die Tiefseeorganismen. Vielleicht wurden die Vorfahren der hierher gehörigen Tiere durch irgendwelche äußere Umstände genötigt, in die tieferen Regionen des Meeres hinabzusteigen; vielleicht aber eigneten sie sich auf Grund besonderer Eigenschaften bereits bis zu einem gewissen Grade für ein Leben in dieser Umgebung.

Als sich ihre Anpassung an die neuen Bedingungen späterhin allmählich vervollkommnete, schlug die Entwicklung bei Formen, die sich systematisch außerordentlich fern stehen, zuweilen die gleichen oder doch sehr ähnliche Wege ein. So bildete eine Anzahl von Fischen, Cephalopoden und Crustaceen neben anderen gemeinsamen Charakteren Leuchtorgane aus, die von den ver-

schiedenen Gruppen natürlicherweise selbständig erworben sein müssen. Meist wird sich allerdings die Ursache eines bei mehreren Gruppen ähnlichen Entwicklungsganges nicht so leicht aufzeigen lassen wie in diesem Falle, und man wird sich daher oft mit der Konstatierung, daß eine Parallelität oder Konvergenz der Stammesgeschichte offenbar vorliegt, zunächst begnügen müssen.

Im allgemeinen sind Übereinstimmungen um so häufiger, je näher sich die betreffenden Formen stehen, und um so seltener, je geringer der Grad der Verwandtschaft ist (vgl. hierzu auch Zederbauer).

Baur und andere Forscher erblicken in den äußeren Eigenschaften lediglich eine nach ererbten Normen erfolgende Reaktion des Körperplasmas auf die verschiedenartigen zur Wirkung gelangenden Einflüsse Wenn nun bei mehreren Gruppen unabhängig übereinstimmende Charaktere auftreten, so wird man unter Umständen folgern dürfen, daß hier die gleichen Ursachen — äußere oder innere — am Werke waren. Man wird sich allerdings hüten müssen, allzu weitgehende Schlüsse zu ziehen; denn es können die gleichen äußeren Eigenschaften auch von ganz verschiedenartigen Ursachen herstammen. So muß, um ein Beispiel aus der Botanik anzuführen, die weiße Blütenfarbe bei den verschiedenen Pflanzen durchaus nicht immer von den gleichen Bedingungen her ihren Ursprung nehmen (vgl. hierzu Baur).

Tritt eine Variation aus inneren Ursachen auf, so hat sich irgend etwas in der spezifischen inneren Struktur der betreffenden Formen verändert; hieraus resultiert eine neuartige Reaktionsweise auf die unverändert gebliebenen Einflüsse der Umgebung. Wandelten sich dagegen die Außenbedingungen, während die innere Strukturierung die alte blieb, so kann dann eine Veränderung in die Erscheinung treten, wenn der Körper auf diese neuen Außeneinflüsse anders reagiert als auf die vorher wirksamen. Unter Umständen werden äußere und innere Ursachen in komplizierter Weise zusammenspielen, indem Veränderungen der Außenwelt mit inneren Umwandlungen zusammentreffen und gemeinsam einen Einfluß auf die Merkmale der betreffenden Form ausüben.

Bei Beurteilung aller dieser Verhältnisse dürfen wir das eine nie außer acht lassen, daß wir bei dem jetzigen Stand unseres Wissens unter den Eigenschaften der Organismen gemeinhin diejenigen verstehen, die sich als Form, Farbe, Umfang und als die allereinfachsten physiologischen und chemischen Erscheinungen manifestieren. Eine sich anbahnende Veränderung werden wir in den seltensten Fällen in ihren eigentlichen Anfängen zu bemerken vermögen; meist stehen wir bei unseren Beobachtungen vor bereits vollzogenen Tatsachen.

Literatur:

Abel, O., Grundzüge der Paläobiologie. Stuttgart 1912.

Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. Berlin 1914.

Brandt, A., Zur Phylogenie der Säugetierhaare. Biol. Zentrabl. Bd. 20. 1900.

Dacqué, E., Grundlagen und Methoden der Paläogeographie. Jena 1915.

Darwin, Ch., The Variation of Animals and Plants under Domestication. Vol. 2. London 1868.

Eimer, Th., Die Entstehung der Arten. 2. Teil. Leipzig 1897.

Emery, C., Über das Verhältnis der Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz. Bd. 8. 1893.

Haecker, V., Der Gesang der Vögel. Jena 1900.

— , Vererbungs- und variationstheoretische Einzelfragen. I. Über Transversionen (Überschläge). Zeitschrift f. ind. Abst.- u. Ver.-Lehre. Bd. 1. 1909.

— , Entwicklungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse. Zeitschr. f. ind. Abs.- u. Ver.-Lehre. Bd. 14. 1915.

— , Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Jena 1918.

Haecker, V. und Meyer, G., Die blaue Farbe der Vogelfedern. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 15. 1902.

Hanstein, R. v., Biologie der Tiere. Leipzig.

Huxley, Th., A Manual of the Anatomie of Vertebrated Animals. London 1871.

Kükenthal, W., Die Wale des Arktis Fauna Arctica I. Jena 1901.

Linden, Gräfin M. v., Unabhängige Entwicklungsgleichheit bei Schneckengehäusen. Biol. Zentralbl. Bd. 18. 1898 und Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. 1898.

Maurer, F, Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen. Morph. Jahrb. Bd. 18. 1892.

— , Zur Kritik meiner Lehre von der Phylogenese der Säugetierhaare. ibid Bd. 26. 1898.

Meijere, J. de, Over de Haren der Zoogdieren in't byzonder over hunne wijze van rangschikking. Dissert. Amsterdam 1893. (Zitiert nach Weber).

Osborn, H., The Ideas and Terms of Modern Philosophical Anatomy. Science. N. S. XXI. 1915.

Römer, F., Studium über das Integument der Säugetiere. I. Jen. Zeitschr. Bd. 30. 1896.

Roux, W., Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.

Sarasin, F., Die Vögel Neu-Caledoniens und der Loyalty-Inseln. Wiesbaden 1913.

Semper, M., Über Convergenzerscheinungen bei fossilen Brachiopoden. Neues Jahrb. f. Min., Geol. u. Pal. Jahrg. 1899. Bd. 1.

Steinmann, G., Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig 1908.

Stöhr, P., Über die Schuppenstellung der menschlichen Haare. Anat. Anz. Bd. 30. Ergänzgs.-Heft 1907.

Stresemann, E., Beiträge zur Kenntnis der Avifauna von Buru. Novitates Zoologicae. XXI. 1914.

Stromer, E. v., Paläozoologie II. Leipzig und Berlin.

Tornier, G., Wie war Diplodocus carnegii wirklich gebaut? Sitzber. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin 1909.

Wallace, A., Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl. Deutsche Ausg. v. A. B. Meyer. Erlangen 1870.

Weber, M., Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz. Bd. 8. 1893.

Wiedersheim, R., Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. 4. Aufl. Tübingen 1908.

Zederbauer, E., Variationsrichtungen der Nadelhölzer. Sitzber. der Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Klasse. 116. Abt. 1. 1907. (Zitiert nach Haecker.)

Lucilia als Schmarotzer.

(Dritter Beitrag.)

Von Dr. Erich Hesse.

Im Biologischen Zentralblatt Bd. 26, 1906, S. 633—640, Taf. I und Bd. 28, 1908, S. 753—758 veröffentlichte ich einige Mitteilungen über Schmarotzertum von *Lucilia;* zehn Fälle davon betrafen *Lucilia splendida* Zett. und Meig. mit *Bufo vulgaris* Laur. als Wirt, einer *Lucilia caesar* L. mit *Turdus viscivorus* L. als Wirt, alle auf das Leipziger Gebiet als Vorkommen entfallend. Im folgenden möchte ich vier weitere Fälle anführen, die sich auf die erstgenannte Fliegenart mit der gleichen Krötenart als Wirt beziehen, und deren Vorkommen zweimal der Mark Brandenburg und zweimal abermals dem Leipziger Gebiet angehören. Diese vier Fälle belege ich wieder mit fortlaufenden Nummern, die sich an die der ersten beiden Berichte anschließen sollen. Bezüglich des Benehmens der Kröten und ihrer fortschreitenden Zerstörung durch die Parasiten fasse ich mich ganz kurz und verweise auf meine früheren Darlegungen. Der Boden der Behälter wurde wieder ein paar Zentimeter hoch mit schwach angefeuchteter Erde bedeckt. —

Fall XI. Am 14. August 1910 auf Wiesenweg bei Vehlefanz (ca. 4 Meilen nordwestlich Berlin) eine fast erwachsene Kröte gefunden; Fliegenlarven in den erweiterten Nasenlöchern; abends rechtes Auge bereits zerstört. — 15. August: Fraßhöhlen bedeutend erweitert; eine Larve auf der Erde kriechend; Kröte in der Erde wühlend. — 16. August: Kröte tot, vordere Schädelpartie zerstört. — 17. August: Larven in die Leibeshöhle vorgedrungen, vordere Körperpartie zerstört. — 18. August: Inneres der Kröte ausgefressen; Larven in die Erde gehend. — 19. August: Alle Larven in der Erde. — 17. September: Revision der Erde: Im ganzen 39 Larven, alle noch unverpuppt, 37 abgestorben, 2 noch lebend. — 15. Oktober: Revision der Erde: Alles wie am 17. September. — 19. November: Revision der Erde: 38 abgestorbene, 1 lebende Larve. — 3. Dezember: Revision der Erde: 38 abgestorbene Larven, 1 abgestorbene Puppe.

Fall XII. Am 18. August 1912 am Grimnitz-See bei Joachimstal i. d. Mark eine halberwachsene Kröte gefunden; Larven durch die ausgehöhlte Nasenregion schon tief in den Kopf vorgedrungen, linkes Auge bereits zerstört; Kröte schon ganz matt und halb tot. — 19. August: Kröte tot; Larven in die Leibeshöhle vordringend. — 20. August: Larven im Innern der Leibeshöhle. — 21. August: Inneres der Kröte ausgefressen, Larven in die Erde gehend. — 22. August: Alle Larven in der Erde. — Um tunlichst wenig störend einzugreifen, nahm ich nur zwei Revisionen der Erde in großen Pausen vor: 7. Oktober: Im ganzen 50 Larven, alle noch unverpuppt, 22 abgestorben, 28 noch lebend; 12. Februar 1913: 49 abgestorbene Larven, 1 abgestorbene Puppe.

Fall XIII. Am 1. August 1916 eine erwachsene Kröte in einem der Terrarien des Zoologischen Instituts der Universität Leipzig befallen gefunden; sie befand sich schon lange in Gefangenschaft. Vordere Schädelhälfte bis an die Augen bereits ausgefressen, Kröte noch ziemlich lebhaft. — 2. August: Kröte tot; Larven im Kopf weiter fressend. — 3. August: Fraß nur wenig fortgeschritten. — 4. August: Kopf fast ganz ausgefressen; Larven in die Erde gehend. — 5. August: Alle Larven in der Erde. Es waren nur etwa 1 Dutzend Larven vorhanden (s. u.), daher die verhältnismäßig langsam fortschreitende und nicht weiter über den Kopf hinaus um sich greifende Zerstörung des Wirtes. — 1. September: 1 ♀ geschlüpft. — Am 24. September wurde mein Institutzimmer, in dem ich die Behälter stehen hatte, zum ersten Male geheizt; daraufhin bis zum 27. September wieder einige Larven oben auf der Erde herumkriechend. — 3. Oktober: 1 ♂ geschlüpft. — 19. Oktober: 1 ♂ geschlüpft. Im Dezember und Januar stellte ich den Behälter, nach vorheriger allmählicher Überführung in immer kältere Räume, vor das Fenster, um Larven oder Puppen der Kälte auszusetzen; darauf in entsprechender Weise Überführung in das geheizte Zimmer zurück. — 21. April 1917: Revision der Erde: 8 abgestorbene Larven. Insgesamt also nur 11 Larven, von denen sich nur 3 verpuppten und Imagines ergaben, und zwar 2 ♂, 1 ♀. Weiteres siehe unten.

Der vorliegende Fall ist noch besonders bemerkenswert, da er beweist, daß selbst in engem Gewahrsam gehaltene Kröten nicht vor diesen Schmarotzern gefeit sind; auch im Häusermeer der Großstadt wissen die Parasiten ihren Wirt ausfindig zu machen, dringen in die Räumlichkeiten und schließlich den Käfig selbst ein, um ihre Eier an jenem abzulegen. Die Kröte befand sich schon mehrere Monate in Gefangenschaft (s. o.), so daß sie beim Einfangen natürlich noch nicht behaftet gewesen war.

Fall XIV. Am 3. August 1916 im Universitätsholz (ca. 2 Meilen südöstlich Leipzig) eine erwachsene Kröte gefunden; Larven in den erweiterten Nasenhöhlen. — 4. August: Larven bis zu den Augen vorgedrungen, Kröte sich einseitig krümmend. — 5. August: Kröte tot; Larven den Kopf ausfressend. — 6. August: Larven in die Leibeshöhle vorgedrungen. — 7. August: Larven in der Leibeshöhle. — 8. August: Leibeshöhle ausgefressen; Larven in die Erde gehend. — 9. August: Alle Larven in der Erde. — 22. August: 1 ♀ geschlüpft. — 23. August: 3 ♀ geschlüpft. — Nach Heizung des Zimmers am 24. September auch in diesem Fall wieder einige Larven bis zum 10. Oktober oben auf der Erde umherkriechend. — 30. September: 1 ♀ geschlüpft. — 11. November: 1 ♂ geschlüpft. — 19. November: 1 ♂ geschlüpft. — 22. November: 1 ♂ geschlüpft. — 29. November: 1 ♂, 1 ♀ geschlüpft. — Im Dezember und Januar wurde der Behälter unter genau gleicher Behandlung der Kälte aus-

gesetzt wie in Fall XIII. — 21. April 1917: Revision der Erde: 91 abgestorbene Larven. Insgesamt also 101 Larven, von denen sich nur 10 verpuppten und Imagines ergaben, und zwar 4 ♂, 6 ♀.

Aus den Fällen XIII und XIV, die vom August an datieren, würde somit hervorgehen, daß nur ein kleiner Teil der Larven sich noch im selben Herbst zu Imagines entwickelte, die Mehrzahl dagegen zu überwintern trachtete. Dabei scheinen die meisten Larven auch wirklich in diesem Stadium überwintern und sich erst im Frühjahr in die Puppe verwandeln zu wollen. Als normal geschlüpft können wohl nur in Fall XIII das Weibchen vom 1. September, in Fall XIV die 4 Weibchen vom 22. und 23. August angesehen werden; die Zeit zwischen dem Einwandern aller Larven in die Erde und dem Schlüpfen der letzten Imagines, also der Dauer der Puppenruhe etwa entsprechend, betrug mithin in ersterem Fall 26, in letzterem 13 Tage, in den ehedem mitgeteilten Fällen 10—20 Tage, so daß sich demnach im ganzen eine Pendelweite von 10—26 Tagen ergibt. Dagegen dürfte bei den in Fall XIII am 3. und 19. Oktober und in Fall XIV am 11., 19., 22. und 29. November geschlüpften Männchen und Weibchen ein Reiz durch die Temperaturerhöhung des geheizten Zimmers stattgefunden haben, wie wir es ja in ähnlicher Weise nach vorangegangener Kälteeinwirkung mit Vorliebe bei Schmetterlingszuchten zur Beschleunigung des Schlüpfens anzuwenden pflegen. Vermutlich hat sich aber auch im Entwicklungsstadium des in Fall XIV am 30. September, also 5 Tage nach dem erstmaligen Heizen geschlüpften Weibchen diese Reizwirkung geltend gemacht und eine vorzeitige Verwandlung herbeigeführt. Alle die Larven oder Puppen in letzteren Fällen wollten ursprünglich wohl überwintern.

Da augenscheinlich auch in den Fällen IV, XI und XII die Mehrzahl der Larven oder z. T. Puppen überwintern wollten, würde sich aus den bisherigen Befunden der Fälle IV und XI—XIV ergeben, daß die im August und September zur Entwicklung gelangenden Larven zum größten Teil als Larven oder Puppen überwintern und sich erst im nächsten Frühjahr zu Fliegen verwandeln wollen. Desgleichen berichtet Mortensen in seinem früher von mir zitierten Artikel, Zoolog. Anzeiger 1892, S. 193—195, in zwei Fällen, die ebenfalls dem August und September angehören, von Überwintern; er erhielt die Imagines erst im April und Mai des kommenden Jahres, die ersten am 17. April, die letzten am 3. Mai. Auffällig ist, daß in allen den fünf Fällen IV und XI—XIV der größte Teil der Larven oder auch Puppen abstarb; es dürfte dies aber wohl auf ungünstige Einwirkungen der Gefangenschaft zurückzuführen sein, in der freien Natur jedoch ein derartiges Massenabsterben wohl kaum stattfinden.

Höchst bemerkenswert ist nun ferner die Jahreszeit des Auftretens. Alle die von mir bisher festgestellten 14 Fälle umfassen nur die Monate Juni, Juli, August und September; dabei sind die Fälle

VIII, IX und X nur einfach gerechnet, obwohl, wie bereits bei Besprechung derselben erwähnt, ihre Zahl leicht beliebig hätte vermehrt werden können, da an jenem 20. Juni 1908 noch eine größere Anzahl befallener Kröten konstatiert, aber nur ein Teil von ihnen mitgenommen wurde. Weiter führen z. B. Meinert, Entomolog. Meddelels. 1889, S. 89—96, einen Fall für Juli, Dunker, Zoolog. Anzeiger 1891, S. 453—455, zwei Fälle für Juli, Mortensen, wie soeben vermerkt, zwei Fälle für August und September, Klunzinger, Jahreshefte d. Vereins f. vaterländ. Naturkunde i. Württemberg 1902, S. 371—379, zwei Fälle für Juli und September an; ferner schreibt v. Adelung in einem Referat über die in russischer Sprache erschienene Arbeit von Portschinsky (Hor. Soc. Entom. Rossicae 1898, S. 225—297) im Zoolog. Zentralblatt 1898 (S. 855—859), S. 858: „...; die Fliege tritt (in der Umgebung von St. Petersburg) in zwei Generationen auf (Juni und Ende Juli oder August)." Ich will an dieser Stelle nicht noch mehr auf anderweite Literatur eingehen, jedoch die folgenden interessanten Parallelvorkommen noch anführen. Heinroth legte 1915 in der Jahresversammlung der Deutsch. Ornitholog. Gesellschaft in Berlin eine jetzt im Berliner Zoolog. Museum befindliche Kollektion der sonst in den Sammlungen seltenen Diptere *Protocalliphora azurea* Fall. vor, gezüchtet aus Larven, die er im Berliner Gebiet Anfang Juli 1915 an Nestjungen der Gartengrasmücke, *Sylvia borin* Bodd., und Anfang August desselben Jahres an Nestjungen der weißen Bachstelze, *Motacilla alba* L., schmarotzend gefunden hatte. Im Protokoll, Journ. f. Ornithol. 1916, S. 158/159, bemerkt er, daß es sich auch bei allen übrigen in der Literatur veröffentlichten Fällen schmarotzender Fliegenlarven bei Vögeln, soweit überhaupt eine Zeit angegeben, stets um späte, in die obigen Monate entfallende Bruten handele, und fährt schließlich fort: „Auffallend ist, daß die in den späteren Sommermonaten der Puppe entschlüpfte Fliege bis zum Frühjahr offenbar keine Gelegenheit hat, sich zu vermehren. Bei der dann vorhandenen großen Menge von Vogelnestern und der wohl immerhin großen Seltenheit der Fliegen ist es wohl nicht verwunderlich, daß bisher mit Maden besetzte Vogeljunge bei den ersten Bruten noch nicht gefunden worden sind. Zum Sommer hin werden dann die Fliegen häufiger und die Nester seltener, so daß die Wahrscheinlichkeit des Auffindens größer wird". Er erhielt in beiden Fällen die Imagines „nach drei Wochen", was also der oben abgegrenzten normalen Dauer der Puppenruhe wieder durchaus entsprechen würde, und es bleibt nur noch hervorzuheben, daß sich bei der *Protocalliphora* in diesem Fall auch die Augustgeneration noch im selben Herbst vollzählig zu Imagines entwickelte, mithin nicht überwinterte wie die genannten *Lucilia*-Generationen gleichen Monats. — Da nun auch noch das früher von mir mitgeteilte Schmarotzen von *Lucilia caesar* L. an Nestjungen von *Turdus visci-*

vorus L. auf den Juli entfällt, würden also alle die angeführten Beispiele als Befallzeit immer nur die Monate Juni, Juli, August, September umfassen. Es drängt sich daher die Frage auf: Wie verhalten sich die Fliegen in ihrem Auftreten vom Frühjahr bis zum Juni? Für die an Nestjungen der Vögel schmarotzenden Arten hat Heinroth in seinen zitierten Darlegungen eine Möglichkeit angedeutet, und diese könnte auch für den Parasitismus an Kröten zutreffend sein. Diese Lurche sind ja schon im zeitigen Frühjahr stellenweise geradezu in Masse vorhanden, wenn sie sich zum Laichen an und in die stehenden Gewässer begeben, nach vollzogenem Akt das Wasser wieder verlassen und sich nun an den Ufern und in deren Nähe umhertreiben. Die im Frühjahr aus den überwinternden Generationen schlüpfenden Fliegen würden also nicht unter Wirtsmangel zu leiden haben. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß ein größerer Prozentsatz der überwinternden Larven und Puppen zugrunde geht, wenn auch, worauf schon oben hingewiesen, die Verlustziffer in der freien Natur natürlich nicht die außerordentliche, einer Vernichtung fast gleichkommende Höhe der Gefangenschaftszuchten zu erreichen braucht. Die verhältnismäßig wenigen geschlüpften Fliegen könnten somit trotz der großen Zahl der vorhandenen Wirte zunächst nur einen sehr kleinen Teil derselben befallen; in den nächsten Monaten würden sich dann die Fliegen unter den günstigen sommerlichen Existenzbedingungen fortschreitend vermehren, bis sie schließlich in den eigentlichen Sommermonaten selbst ihr Maximum und zugleich Optimum erreichen und um so mehr Kröten befallen könnten. Auf diese Weise würde sich die verhältnismäßig auffällige Häufigkeit des Vorkommens im Sommer und demzufolge auch das öftere Auffinden um diese Zeit erklären lassen. Mir scheinen aber auch noch andere Möglichkeiten nicht ausgeschlossen, daß beispielsweise die Fliegen im Frühjahr überhaupt nicht oder nur teilweise schmarotzen, oder aber, daß irgendein Wirtswechsel stattfindet, wobei es beidemal weniger von Belang wäre, ob im Frühjahr eine große oder kleine Zahl zur Entwicklung gelangte. Doch dies alles kann nur durch weitere Untersuchungen klargestellt werden. Es würde auch erforderlich sein, einmal eine zusammenfassende Darstellung aller bisher schmarotzend gefundenen Dipteren zu geben, unter Beifügung aller Literaturbelege und der dort gegebenenfalls enthaltenen Zeitangaben des Vorkommens, um eine möglichst genaue vergleichende Übersicht über das jahreszeitliche Auftreten der einzelnen Arten zu haben.

Außer der gleichen Jahreszeit konnte in den Fällen XI—XIV gleichwie in den früheren noch folgendes übereinstimmend konstatiert werden: In allen Fällen handelte es sich wieder um *Bufo vulgaris* Laur. als Wirt; stets waren es halb bis ganz erwachsene Individuen; immer erfolgte das Eindringen der Parasiten vom Vorderkopf, gewöhnlich von den Nasenlöchern aus. —

Man ersieht aus obigen Darlegungen, daß im jährlichen Entwicklungszyklus der Lucilien und auch ihrer Verwandten noch mancherlei zu klären übrig bleibt, und ich hoffe, späterhin auch noch einige experimentelle Untersuchungen ausführen zu können.

Zoolog. Museum Berlin, den 12. Mai 1919.

Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes.

Von Berthold Klatt.

(Landwirtsch. Hochschule, Berlin.)

Das Bestreben, morphologische Dinge metrisch zu erfassen, ist alt, und, um die Unterschiede genau dem Grade nach zu bestimmen, eine unumgängliche Notwendigkeit; zumal wenn man, über die bloße Feststellung von Tatsachen hinausgehend, auch über die Ursachen der Formverschiedenheiten ins Klare kommen will, die doch meist auf irgendein zahlenmäßig fixierbares Plus oder Minus irgend welcher Teilfunktionen im komplizierten Getriebe des Gesamtorganismus — sei es auch oft auf großen Umwegen — zurückführbar sein dürften. Aber nicht die Feststellung der absoluten Höhe eines solchen Plus oder Minus kann stets zu der gewünschten Auskunft verhelfen, sondern nur dann, wenn die verglichenen Organismen neben möglichster Ähnlichkeit in anderen Punkten vor allem auch gleiche Gesamtgröße besitzen. Ist dies letztere nicht der Fall, so kann nur Vergleichung der Werte bezogen auf die Gesamtgröße vor falschen Schlüssen bewahren, und so vergleicht man denn bei metrischen Untersuchungen schon seit langem vorzugsweise die relativen Werte, und zwar weniger gern direkt auf das Ganze bezogen (z. B. „ein Drittel des Körpergewichtes“ oder „viermal so lang als die Körperlänge“), sondern lieber indirekt auf 100 oder 1000 Einheiten des Ganzen (als % oder $^0/_{00}$ Werte).

Aber auch Unterschiede in solchen einander entsprechenden Verhältniszahlen („Proportionalwerten“) zweier zu vergleichender Organismen verschiedener Gesamtgröße berechtigen keineswegs unter allen Umständen zu dem Schluß, daß dem zahlenmäßigen Plus oder Minus auch wirklich eine genau entsprechende Verschiedenheit hinsichtlich der Leistung des betreffenden Teiles entspricht. Denn es gibt im Organismus bestimmte Teilwerte, die nicht im gleichen Verhältnis wie die Gesamtgröße ab- und zunehmen, sondern langsamer oder, was seltener ist, schneller als diese, so daß also für eine jede Größenstufe eine andere Verhältniszahl die Norm bedeutet. Der Grund hierfür dürfte bei den meisten sich so verhaltenden Teilwerten letzten Endes zu suchen sein in dem bei verschieden großen Körpern sonst gleicher Bauart notwendig verschiedenen mathematischen Verhältnis von Ober-

fläche und Maße zueinander, das im Organismus ja zugleich physiologische Bedeutung bekommt und bei verschiedener Größe nur durch entsprechende Abänderung einzelner Teile gleich erhalten werden kann.

Hirn und Auge sind die bekanntesten Beispiele für solche in einem anderen „Tempo" als die Gesamtgröße sich verändernden Teilwerte des Organismus, die damit zugleich auch ihrer Umgebung, z. B. einzelnen Maßen am Schädel ein ganz charakteristisches Verhalten der Proportionalwerte aufzwingen. Ähnlich verhält sich aber z. B. auch das Herzgewicht der Warmblüter. Hesse hat für dasselbe auf die Zunahme der $^0/_{00}$-Zahlen mit sinkendem Körpergewicht aufmerksam gemacht und wie schon vor ihm W. Müller den Grund dafür gesucht in dem intensiveren Stoffwechsel, der kleineren Tieren infolge ihrer größeren relativen Flächenentwicklung und dementsprechend auch größeren Wärmeabgabe eigen ist. Neuerdings hat dann weiter Hasebroek auf die gleiche Tatsache hingewiesen, die sich nach ihm gleichfalls erklärt aus den Beziehungen des Herzgewichtes zum Stoffwechsel. Er findet ein völlig paralleles Verhalten der Gewichte der Vorhöfe und des rechten Ventrikels mit den Stoffwechselindizes, die er ihrerseits als von der Körperoberfläche abhängig errechnet. Pütter, welcher an der Allgemeingültigkeit dieser auf Rubner zurückgehenden Auffassung zweifelt, daß die Stoffwechselintensität proportional der Körperoberfläche und pro Einheit der Körperoberfläche bei den verschiedenen Tierarten konstant sei, bestätigt dennoch, von theoretischen Erwägungen ausgehend, den rein tatsächlichen Teil der Hesse'schen Feststellung, das allmähliche Zunehmen der $^0/_{00}$-Zahlen mit sinkendem Körpergewicht, wenigstens für „Tiere von der Größe eines Maulwurfes bis zu der des Menschen", also so ziemlich für die Mehrzahl der meist zur Untersuchung gelangenden Warmblüter.

Gestattet nun aber die Methode der Vergleichung von $^0/_{00}$-Werten genauere Schlüsse auf den Grad der Verschiedenheit des Herzgewichtes zu ziehen? Nach dem oben Gesagten offenbar nicht, wenn es sich um den Vergleich verschieden großer Formen handelt. Man kann wohl in solchen Fällen z. B., wo das kleinere Tier einen geringeren oder gleichen $^0/_{00}$-Wert aufweist wie das größere, so ganz allgemein sagen, daß es wirklich ein niedrigeres Herzgewicht besitzt als ihm zukommt; denn als kleineres Tier müßte es ja, wie gesagt, die größere $^0/_{00}$-Zahl aufweisen. Aber um wieviel genau größer gerade für den betreffenden Grad der Kleinheit der $^0/_{00}$-Wert des kleineren Tieres sein müßte, um ein in Wahrheit dem des größeren gleichwertiges Herzgewicht zu bedeuten, das ist aus der bloßen $^0/_{00}$-Berechnung nicht zu ersehen, und es wird diese Feststellung nur durch eine Vergleichsmethode ermöglicht, die Aufklärung darüber schafft, ob ein etwaiges Plus im $^0/_{00}$-Wert des kleineren Tieres seinen zureichenden

Grund restlos in dem gerade vorhandenen Unterschied der Gesamtgrößen findet, oder inwieweit der $^0/_{00}$-Wert noch darüber hinaus größer resp. kleiner ist. Pütter, in dem jetzt endlich ein Vertreter der zu dieser Aufgabe in erster Linie berufenen physiologischen Wissenschaft die eben so notwendige wie aussichtsreiche Analyse des Einflusses der Gesamtgröße auf die einzelnen Teile des Organismus vorzunehmen beginnt, hat für das Herzgewicht eine solche Normalskala aufgestellt, aus der ersichtlich wird, wie hoch für jede einzelne Größenstufe das Herzgewicht unter im übrigen ähnlichen Bedingungen sein muß. Obwohl also damit von einer viel berufeneren Seite und in einer theoretisch weit exakteren Weise dem methodologischen Mangel des Vergleichs bloßer $^0/_{00}$-Werte abgeholfen wird, möchte ich dennoch im folgenden einen anderen Weg zu zeigen versuchen, der zum gleichen Ziele strebt, wenn er auch eine weit kunstlosere und, wie man gleich sehen wird, nicht einmal originelle Gedankenstraße darstellt. Als Entschuldigung für dieses anscheinend überflüssige Beginnen möchte ich in erster Linie den mehr induktiven Charakter dieses gleich zu erörternden Verfahrens anführen.

Wie gesagt, ist dasselbe nicht einmal völlig neu, sondern für die ähnlich liegenden Verhältnisse des Hirngewichtes bereits 1897 von Dubois und Lapicque gleichzeitig, doch unabhängig voneinander eingeführt worden, nachdem Ansätze zu dem Gedankengange bereits bei früheren Autoren zu finden waren. Daß diese bisher nur für den einen Spezialfall des Hirngewichtes ausgearbeitete Methode darüber hinaus allgemeinere Bedeutung und großen heuristischen Wert besitzt und mit entsprechenden Modifikationen im weitesten Sinne für die Vergleichung von Teilwerten verschieden großer Tiere benutzt werden kann, gedenke ich bald an anderer Stelle zu zeigen. Hier soll nur ihre Wirksamkeit am Beispiele des Herzgewichtes dargelegt werden. — Der zugrunde liegende Gedankengang ist der folgende: Das Herzgewicht (H) wird bestimmt durch verschiedene Faktoren, wie Lebensweise, systematische Stellung, Alter, Geschlecht u. s. w., darunter aber auch vor allem eben durch die Größe (ausgedrückt durch das Körpergewicht). Nennen wir diese Beziehung zum Körpergewicht (K) x, die übrigen Faktoren zusammen p, so besteht die Gleichung

$$1.\quad H = p \cdot K^x.$$

Haben wir nun zwei verschieden große Tiere gleicher Art, bei denen auch noch Geschlecht, Alter, Lebensweise u. s. w., d. h. die Summe der übrigen Faktoren, p, als gleich angesehen werden kann, so besteht die Beziehung

$$\frac{H_1}{K_1^x} = \frac{H_2}{K_2^x}.$$

Daraus läßt sich x ohne weiteres berechnen als

$$2.\quad x = \frac{\log H_1 - \log H_2}{\log K_1 - \log K_2}.$$

Dieser „somatische Exponent“ x gibt uns also genau das „Tempo“ an, in welchem mit sinkender Körpergröße das Herzgewicht sich verändern muß, vorausgesetzt, daß nicht noch andere Faktoren mit hereinspielen. Haben wir zwei verschieden große Tiere und wollen wir prüfen, ob das z. B. größere relative Herzgewicht des Kleineren schon in dem bloßen Unterschied der Körpergrößen seinen zureichenden Grund findet, so brauchen wir nur in Formel 1. die Werte für H, K und x einsetzen und p berechnen. Ist der Wert für p bei beiden Tieren gleich, so ist der Unterschied im relativen Herzgewicht nur durch die verschiedene Größe bedingt, andernfalls bestehen den betreffenden Zahlen entsprechende, graduelle Unterschiede.

Die Aufgabe ist also nur die, den somatischen Exponenten zahlenmäßig genau festzustellen . Das kann nur geschehen durch eine möglichst große Zahl von Berechnungen an gut ausgewählten Beispielspaaren. An und für sich wäre es wohl denkbar, daß in verschiedenen systematischen Gruppen der Exponent verschieden hoch ist; wie mir aber aus den gleich zu gebenden Beispielen hervorzugehen scheint, dürfte er für Warmblüter (Vögel und Säugetiere) etwa gleich hoch sein.

Als Grundlage für die folgende Berechnung des Exponenten dienten mir außer einigen Angaben von Parrot ausschließlich die Ergebnisse von Untersuchungen, die nach Prof. Hesse's Anleitung von mir selbst und einigen Doktoranden im damaligen zoologischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule gemacht wurden. Gerade bei Herzuntersuchungen kommt es ja sehr darauf an, daß dem Vergleich nach einer einheitlichen Methode [1]) genommene Maße zugrunde liegen. Zudem liegen größere Reihen von anderer Seite auch kaum vor [2]). Die verglichenen Wertpaare sollten ferner nach Möglichkeit Durchschnittswerte von mehreren ausgewachsenen unter gleichen Verhältnissen lebenden Individuen gleichen Geschlechtes sein und paarweise Tierformen von möglichst naher Verwandtschaft (systematischer Stellung), doch dabei zugleich starkem Größenunterschiede entstammen. Besonders letztgenannter Punkt ist wichtig, worauf schon Dubois bei der erneuten Berechnung seines somatischen Hirnexponenten hinwies: Gehen die Variationsbreiten der beiden Reihen von Werten, von welchen die Durchschnittswerte verglichen werden sollen, ineinander über, so kann man kein sicheres Resultat erwarten. Je stärker der Größenunterschied zwischen den zwei verglichenen Formen, desto klarere Resultate. Daß ich bei diesen vielfachen Anfor-

1) Es ist das die von W. Müller angewandte Methode.

2) Die im Gegensatz zu den sorgfältigen Parrot'schen Untersuchungen höchst oberflächlichen Angaben von Löer (Pflüger's Archiv Bd. 140), dem einzigen, der noch eine größere Sammlung von Herzgewichten veröffentlicht hat, sind völlig unbrauchbar, wie jeder auf den ersten Blick erkennen muß, der nur etwas Praxis in metrischen Untersuchungen hat.

Tabelle 1.

Berechnung des somatischen Exponenten.

a) Arten verglichen.

Zahl der Individuen	Art	Geschlecht	Körpergewicht im Durchschnitt	Herzgewicht im Durchschnitt	Exponent	Untersucher resp. Literatur
3 4	Wölfe Füchse	2 ♂ 1 ♀ ♂	33000 6570	270 65,8	0,8747	Klatt
3 1	Schakale Wüstenfuchs	♀	7700 1470	51,2 10,9	0,9340	„
7 1	Iltisse Wiesel	♂	1191,5 252	9 2,1	0,9368	Bethcke
1 1	Iltis Wiesel	?	1268 139,5	9,39 1,54	0,7761	Hesse (n. d. ‰ Angaben berechnet)
5 2	*Arvicola terrestr.* *A. arvalis*	?	83,5 28,5	0,295 0,14	0,6934	Klatt
1 1	Ratte Maus	?	391 20,3	1,571 0,139	0,8198	Hesse (n. d. ‰ Angaben)
1 1	*Vesp. murinus* *Vesp. pipistr.*	?	21 3,73	0,21 0,0535	0,7913	„
4 2	Stockenten Krickenten	♂	1037 287,5	10,46 3,32	0,8890	Timmann
4 2	Stockenten Krickenten	♀	852 233,5	7,9 2,59	0,8615	„
2 2	*Col. palumb.* *Col. oenas*	♂	479,5 258	5,75 3,43	0,8355	Klatt (n. Hesse u. Parrot)
1 1	Uhu Steinkauz	?	1875 170	8,812 1,40	0,7658	Hesse (n. d. ‰ Angaben)
1 1	Uhu Waldkauz	?	1875 441	8,812 2,236	0,9475	„
3 3	*Tetr. urogallus* *Tetr. tetrix*	♂	4225 1256	32,88 12,56	0,7918	Parrot
2 2	Habicht Sperber	♂	1182 123,5	10,22 1,46	0,8614	„
3 4	*Tringa canuta* *Tringa minuta*	?	104 21,12	1,63 0,378	0,9168	„
1 5	Wanderfalk Baumfalk	♀ ♂ u. ♀	850 217	12,61 3,38	0,9643	„

b) Individuen einer Art verglichen.

Zahl der Individuen	Art	Geschlecht	Körpergewicht im Durchschnitt	Herzgewicht im Durchschnitt	Exponent	Untersucher resp. Literatur
3	gr. Schakale	♀	7700	51,2	0,8340	Klatt
3	kl. „		5250	37,2		
2	Füchse	♂	6550	70	0,7401	„
1	„		5110	58,25		
2	Hasen	♀	4358	39,06	0,8344	„
2	„	♂	3914	35,77		
5	gr. wilde Kaninch.	♂	1686	5,16	0,7963	E. Müller
8	kl. „ „		1396	4,44		
	Haushunde (4 Größengruppen) nach Angaben von H. Vorsteher*)					
3	Gruppe I	♂	47000	332	0,8438	
5	„ IV		3534	37,4		
8	„ I „ III	♂	9240	86,3	0,8253	
6	„ I „ II	♂	23300	200	0,7223	
	„ II „ IV				0,8890	
	„ II „ III				0,9087	
	„ III „ IV				0,8700	

Durchschnitt der Werte für den Hund: 0,8430

Durchschnitt aller 26 Werte: 0,8433

derungen nicht mit sehr vielen Vergleichspaaren aufwarten kann, wird verständlich sein, ebenso bei der starken Beeinflußbarkeit gerade des Herzgewichtes durch individuelle Besonderheiten, daß die Ergebnisse der Berechnung im allgemeinen stärker variieren als die Dubois'schen Hirnexponenten-Berechnungen.

Das sind 26 Einzelberechnungen des Exponenten, die in nicht gerade idealer Weise den oben gestellten Forderungen genügen: so stam-

*) Ich bin Herrn H. Vorsteher zu großem Dank verpflichtet für die Liebenswürdigkeit mir seine bisher noch unveröffentlichten Untersuchungsergebnisse zur Verfügung zu stellen.

men die Wölfe z. B. aus Lappland, die mit ihnen verglichenen Füchse aus Norddeutschland; die großen Schakale aus dem kühlen Hochland, die kleinen aus dem heißen Tiefland, so daß also keineswegs die äußeren Lebensbedingungen für beide Teile dieser Vergleiche völlig gleichartige sind. Ebenso sind Thooiden (Wölfe und Schakale) und Alopeciden (Fuchs, Wüstenfuchs) doch systematisch einander schon fernerstehend, so daß da wohl erbliche Differenzen mit hereinspielen können, die eigentlich ausgeschaltet werden müßten. Vor allem aber sind es in den meisten Fällen recht wenige Individuen, die den Durchschnittswerten zugrunde liegen. Nur für den Haushund liegt mir durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Vorsteher ein Material vor, bei dem alle diese Einwände erheblich reduziert sind und zugleich auch eine vierte sehr wesentliche Forderung, die oben gestellt wurde, nämlich möglichster Kontrast in den Größenunterschieden der zum Vergleich benutzten Wertpaare, erfüllt ist. Wenn ich also besonders im Hinblick auf diese nur wenig differierenden Berechnungen beim Hunde und in Anlehnung an den aus sämtlichen 26 Berechnungen ermittelten Durchschnittswert den somatischen Exponenten des Herzgewichtes für Warmblüter auf 0,83 beziffern möchte, so geschieht das nicht, weil ich diese Zahl für die genau den tatsächlichen Verhältnissen entsprechende halte. Aber einen bestimmten Wert muß ich für die späteren Ausführungen annehmen, und ungefähr dürfte diese Zahl auch der Wahrheit nahe kommen.

Von besonderem Interesse wäre die Feststellung des Exponenten beim Menschen, und die umfangreichen Wägungen W. Müller's gestatten auch eine mehrfache Berechnung. Ich habe von den Größen-

Tabelle 2.

(Durchschnittswerte von Herz- und Körpergewicht des Menschen nach W. Müller.)

♂♂					♀♀				
Gruppe Nr.	Zahl der Individuen	Durchschn. Alter in Jahren	Körpergew. in kg	Herzgewicht in g	Gruppe Nr.	Zahl der Individuen	Durchschn. Alter in Jahren	Körpergew. in kg	Herzgewicht in g
I	42	51	62,5	312,4	I	21	47	57,5	270,7
II	59	51	57,5	301,6	II	34	50	52,5	234,4
III	69	49	52,5	252	III	62	53	47,5	231,7
IV	79	54	47,5	243,2	IV	75	48	42,5	220,6
V	86	48	42,5	227,9	V	85	55	37,5	199,1
VI	65	51	37,5	217,3	VI	59	52	32,5	174,9
VII	33	45	32,5	181,9	VII	32	51	27,5	153,9

gruppen, in die Müller sein Material getrennt hat, diejenigen ausgewählt, die aus möglichst vielen und nur ausgewachsenen Personen bestehen, und die von W. Müller berechneten Durchschnittswerte in Tabelle 2 zusammengestellt (s. S. 412).

Aus diesen Angaben habe ich für jedes der beiden Geschlechter den Exponenten zehnmal berechnet.

Tabelle 3.

(Werte des somatischen Herzexponenten beim Menschen.)

	I und VII	I und VI	I und V	I und IV	II und VII	II und VI	II und V	III und VII	III und VI	IV und VII	Im Durchschnitt	Im Durchschnitt ohne die abnormen Werte III/VI ♂ II/V ♀
♂♂	0,8270	0,7132	0,8178	0,8952	0,8862	0,7652	0,9270	0,7626	0,4403	0,7761	0,7803	0,8181
♀♀	0,7656	0,7656	0,7187	0,6770	0,6507	0,6106	0,4840	0,7559	0,7515	0,8271	0,7007	0,7247

Berücksichtigt man die große Variabilität des Menschen, welche bei diesem Material noch besonders erhöht sein muß, da es sich durchweg um Personen handelt, die an z. T. langwierigen Krankheiten zugrunde gingen, zieht man ferner in Rechnung, daß gerade beim Menschen mit seinen geringen Größenunterschieden die oben gestellte Forderung möglichst starken Kontrastes der Glieder eines Vergleichspaares in nur wenig genügender Weise erfüllt werden kann, so wird man in diesen Rechnungsergebnissen durchaus eine Bestätigung der vorhergehenden Ausführungen erblicken können.

Gerade die Tatsache übrigens, daß beim Hunde und beim Menschen sowie auch sonst beim Vergleich von Individuen innerhalb der Art der Wert des Herzexponenten nicht wesentlich von dem beim Vergleich von Arten gefundenen Wert sich unterscheidet, ist von Interesse im Hinblick auf die von Dubois und Lapicque für den Hirnexponenten gefundenen Tatsachen. Bei dem Verhältnis von Hirngewicht zu Körpergewicht besteht nämlich ein Unterschied in der Höhe der Exponenten, wenn man Arten vergleicht und wenn man Individuen in einer Art vergleicht. Im ersteren Falle beträgt der Exponent 0,56, im zweiten 0,22. Ob letzteres allerdings für Individuen einer wilden Tierart stimmt, scheint mir bisher noch nicht bewiesen. Für Mensch und Hund dagegen ist es durch zahlreiche Daten sichergestellt, und speziell für den Hund habe ich diesen Lapicque'schen Befund voll bestätigen können[3]). Beim Herzexpo-

3) Leider sind meine „Domestikationsstudien am Hundehirn", in denen dies geschieht, und die Dubois-Lapicque'schen Theorien erörtert werden, infolge des Krieges noch immer nicht im Druck erschienen.

nenten besteht nun, wie gesagt, diese Differenz der Werte ebenso sicher nicht. Hirngröße und Herzgröße werden eben trotz gewisser Ähnlichkeit in der Herrschernatur dieser beiden Lebenszentren durch ganz verschiedene Faktoren bestimmt. Das Herz, als Muskel ein relativ einfaches Gebilde und in weitgehendem Maße funktioneller Anpassung fähig, ist mehr ein Maßstab der Quantität des Lebensprozesses und mehr von der bloßen Masse des Organismus abhängig. Das Hirn, als gleichsam verkleinertes, kunstvoll durch mehr oder minder komplizierte Sekundärverbindungen zusammengefaßtes Abbild aller verschiedenen Organe und Teile des Ganzen, und in weit beschränkterem Maße funktionellen Einflüssen zugänglich, spiegelt zugleich die Qualität des betreffenden Lebensprozesses wieder, wird also in höherem Maße auch von der Form des Organismus beeinflußt. So sucht ja Dubois auch den Grund für den Unterschied des interspeziellen und des interindividuellen Hirnexponenten in erster Linie in einem verschiedenen Verhalten der Längendimensionen des Körpers bei groß und klein beim Vergleich verschieden großer Arten einerseits und großer und kleiner Individuen einer Art andererseits. Bei großen und kleinen Arten naher Verwandtschaft sollen die Körperdimensionen im großen und ganzen dieselben, eher die kleinen Formen noch etwas langgliedriger sein; innerhalb der Art sollen die kleineren Individuen dagegen durch relativ kürzere Dimensionen von den großen sich unterscheiden. Wie weit die theoretischen Erwägungen richtig sind, durch welche Dubois aus diesem verschiedenen Verhalten der Körperdimensionen genau die Höhe der verschiedenen Exponentenwerte herleiten will, kann hier nicht diskutiert werden. Daß eine solche Verschiedenheit der Dimensionenausbildung bei Arten einerseits und Individuen andererseits tatsächlich besteht, davon habe ich mich inzwischen für mein spezielles Untersuchungsobjekt, die Caniden, überzeugen können und gedenke, die Tatsachen bald in einer ausführlichen Arbeit zu veröffentlichen. Wenn also, wie mir jetzt scheint, die verschiedene Höhe des Hirnexponenten tatsächlich zum guten Teil sich aus dem verschiedenen Verhalten der Körperform bei Änderung der Gesamtgröße herschreibt, so ist die Tatsache, daß der Herzexponent eine solche Verschiedenheit nicht aufweist, eben ein Zeichen, daß es weniger die Form als die bloße Masse des Körpers ist, welche das Verhältnis des Herzgewichtes zum Körpergewicht regelt.

Einen Versuch, die Höhe des Exponenten genau der Zahl (0,83) nach als notwendige Folge bestimmter physiologischer Beziehungen im Organismus zu erweisen, in ähnlicher Art wie Dubois dies für die Hirnexponenten unternimmt, halte ich für verfrüht, so lange nicht weit umfassendere metrische Untersuchungen eine endgültige Feststellung dieses Wertes, genauer als es mir bisher möglich war, gestatten, und auch eben solche Daten für die übrigen Teile des

Organismus vorliegen. Nur ganz allgemein könnte man vielleicht die Tatsache, daß der Wert ziemlich in der Mitte zwischen 0,66 und 1 zu liegen scheint, erklären, in derselben Weise wie Snell, ein Vorläufer Dubois, dies für den irrtümlich von ihm zu hoch angesetzten Hirnexponenten tat. Snell hatte nämlich behauptet, der Hirnexponent müsse höher als 0,66 sein, weil das Hirngewicht von der Oberflächenentwicklung des Körpers (die sich mathematisch ja darstellt als $\left(\sqrt[3]{K}\right)^2$ oder $K^{\frac{2}{3}}$ oder $K^{0,66}$), daneben aber auch von der Masse des Körpers (Exponent natürlich = 1) bestimmt sei. Für das Herz könnte diese Argumentation tatsächlich zutreffen. Wie oben schon erwähnt, hat Hasebroek im gewichtsmäßigen Verhalten der Vorhöfe und des rechten Ventrikels eine weitgehende Übereinstimmung mit den im wesentlichen aus der Oberfläche berechneten Stoffwechselindizes nachgewiesen, während der linke Ventrikel schneller mit der Größe zunimmt. Hier wird ein Weg gewiesen, auf dem die Anschauungen von Parrot, Grober, Strohl, Magnan, die hauptsächlich die Beziehungen des Herzgewichtes zur Leistung der Fortbewegung der Körpermasse betonen, mit denen Hesse's, der die Wichtigkeit der Stoffwechselintensität in den Vordergrund stellt, einerseits verschmolzen, andererseits durch die Methode der Teilwägung genauer geprüft werden können.

In analoger Weise nun wie Dubois unter Einsetzen des Wertes für den Hirnexponenten aus den Daten des Hirngewichtes und des Körpergewichtes den Faktor p berechnet und damit ein Maß für die „Cephalisation" der betreffenden Tierart gewinnt, kann man auch für das Herzgewicht zahlenmäßige Werte finden, welche einen genauen Vergleich der Herzgröße unabhängig von der Körpergröße, deren Einfluß ja eben durch das Verfahren ausgeschaltet wird, gestatten. Damit also ist dem Mangel, der dem Vergleich von $^0/_{00}$-Werten anhaftet, abgeholfen. An Hand der Parrot'schen Tafel wird sich am besten zeigen lassen, daß mit Hilfe der hier angegebenen Methode eine zum Teil recht erhebliche Änderung der Wertfolge sich ergibt, die zugleich den Tatsachen besser gerecht werden dürfte.

Ich habe 24 Vögel der Parrot'schen Tafel nach dem relativen Herzgewicht in 6 Gruppen angeordnet, für dieselben Tiere nach den Parrot'schen Daten dann mit Hilfe des Exponenten 0,83 die Werte berechnet und nun gleichfalls in 6 Gruppen geodnet. Die zu jedem Tiere beigesetzten Kennummern der Parrot'schen Reihenfolge lassen rasch die Umordnung für jede einzelne Art erkennen. So rückt der Auerhahn vom Anfang in die Mitte, dicht neben den ähnlichen Birkhahn, ebenso die bei Parrot weit auseinanderstehenden Sperber und Habicht mit ihrer ähnlichen Lebensweise und nur verschiedenen Größe eng zusammen in Gruppe 2, wo ihnen der Turmfalke sich zugesellt, während die vielfliegenden Baum- und Wanderfalke ähn-

lich der Parrot'schen Anordnung sich viel weiter unten wiederfinden. Der Buchfink, der bei Parrot das letzte Drittel der Reihe beginnt, rückt ganz an den Anfang, ebenso Häher und Elster, die gleichfalls Standvögel sind, also geringere Bewegungsleistung aufzuweisen haben als z. B. der Storch, der bei Parrot ganz unberechtigterweise in der ersten Hälfte der Reihe sich findet und bei mir als drittletzter steht. Die Singdrossel, bei Parrot die letzte, wird nach der Exponentenberechnung noch übertroffen vom Singschwan, der bei Parrot in der Mitte der Tabelle figuriert.

Tabelle 4.

(Die Herzgröße bei den Vögeln nach Angaben von Parrot.)

a) nach d. ‰ Methode angeordnet. b) n. d. Exponenten-Methode angeordnet.

Anordnung nach b)	Art	Herzgew. in ‰	Nr.	Gruppe	Gruppe	Nr.	Wert n. d. Exp. Meth.	Art	Anordnung nach a)
2. 14	Auerhahn	7,81	1			1	0,0228	1 ♂ Elster	I. 5
1. 5	Mäusebussard	8,3	2			2	0,0232	2 ♂ Eichelhäher	I. 6
2. 9	Habicht	8,65	3		1.	3	0,0240	3 ♂♀ Buchfink	III. 16
4. 17	Seeadler	8,98	4	I.		4	0,0245	1 ♂ Wiedehopf	II. 14
1. 1	Elster	9,34	5			5	0,0249	4 ♀ Bussard	I. 2
1. 2	Eichelhäher	9,77	6						
3. 15	Birkhahn	9,77	7			6	0,0268	2 ♂ Sperber	II. 13
						7	0,0269	6 ♂♀ Möve	II. 8
2. 7	Lachmöve	10,35	8		2.	8	0,0271	4 ♂ Ohreule	II. 9
2. 8	Ohreule	10,86	9			9	0,0288	2 ♂ Habicht	I. 3
5. 22	Storch	11,49	10			10	0,0292	4 ♂♀ Kuckuck	III. 15
6. 24	Singschwan	11,78	11	II.		11	0,0299	5 ♂ Turmfalk	II. 12
2. 11	Turmfalk	11,91	12						
2. 6	Sperber	11,93	13			12	0,0300	4 Zwergstrandlfr.	V. 21
1. 4	Wiedehopf	12,04	14			13	0,0308	6 ♂♀ Turmschw.	IV. 19
					3.	14	0,0322	3 ♂ Auerhahn	I. 1
2. 10	Kuckuck	13,16	15			15	0,0336	3 ♂ Birkhahn	I. 7
1. 3	Buchfink	14,16	16	III.		16	0,0345	3 Isl. Strandläufer	IV. 18
5. 20	Wanderfalk	14,91	17						
						17	0,0382	2 ♂♀ Seeadler	I. 4
3. 16	Isl. Strandläuf.	15,75	18		4.	18	0,0402	3 ♂ Baumfalk	IV. 20
3. 13	Turmschwalb.	16,46	19	IV.		19	0,0425	3 ♂ Pirol	V. 22
4. 18	Baumfalk	16,98	20						
						20	0,0467	1 ♀ Wanderfalk	III. 17
3. 12	Zwergstrandl.	19,18	21	V.	5.	21	0,0467	1 ♂ Flußuferläuf.	VI. 23
4. 19	Pirol	21,73	22			22	0,0469	1 ♀ Storch	II. 10
5. 21	Flußuferläuf.	24,39	23	VI.	6.	23	0,0528	1 ♂ Singdrossel	VI. 24
6. 23	Singdrossel	25,64	24			24	0,0550	2 Singschwan	II. 11

Auch für eine Anzahl Säuger gebe ich die entsprechenden Berechnungen. Wie zu erwarten, sind sie im allgemeinen niedriger als bei den Vögeln.

Tabelle 5.

(Herzgröße europäischer Säuger.)

1.	Brandmaus ♀	Klatt	0,01090
2.	Ratte	Hesse	0,01108
3.	Waldmaus ♂	Welcker	0,01130
4.	Hausmaus	Hesse	0,01142
5.	Wildkaninchen 19 ♀	E. Müller	0,01151
6.	*Hauskaninchen* 15 ♀	„	*0,00939*
7.	Maulwurf ♂	Welcker	0,01518
8.	Igel 2 ♀	„	0,01584
9.	Mopsfledermaus ♀	„	0,01595
10.	Eichhorn	Parrot	0,01641
11.	Gemeine Fledermaus	Klatt	0,01709
12.	Zwergfledermaus	Hesse	0,01794
13.	Gemeine Spitzmaus 2 ♀	Welcker	0,01814
14.	Ohrfledermaus	„	0,01822
15.	Gemeine Fledermaus 4 ♀	Strohl	0,01926
16.	Wühlmaus 2 ♀	Klatt	0,02129
17.	Wiesel ♂	Bethcke	0,02133
18.	Iltis 7 ♂	„	0,02436
19.	„ 4 ♀	„	0,02019
20.	*Frettchen* 4 ♂	„	*0,02105*
21.	*Frettchen* 7 ♀	„	*0,01879*
22.	Steinmarder ♂	„	0,02618
23.	„ 4 ♀	„	0,02284
24.	Hase 2 ♂, 2 ♀	Klatt	0,03724
25.	*Mensch* 32 ♂, gesund	Bergmann	*0,03783*
26.	*Mensch* 4 ♀, gesund	„	*0,03436*
27.	Fuchs 4 ♂	Klatt	0,04462
28.	„ 2 ♀	„	0,04235
29.	Wolf 2 ♂, 1 ♀	„	0,04797
30.	*Hund* 22 ♂	Vorsteher	*0,04322*
31.	Reh 5	Bergmann	0,06253

Ich möchte besonders aufmerksam machen auf die bisher nur wenigen Fälle, wo für Männchen und Weibchen derselben Art die Herzgewichte bekannt sind. Dieselben sind ja häufig verschieden hoch, aber da zugleich oftmals eine erhebliche Körpergrößendifferenz zwischen den Geschlechtern besteht, wird aus dem relativen Herzgewicht nicht die genaue Höhe der Differenz ersichtlich. Die Berechnung nach der Exponentenmethode gestattet ohne weiteres klare, zahlenmäßige Angaben. Die Differenz scheint im allgemeinen zwischen 0,002 und 0,004 zu liegen:

Iltis 0,0042, Steinmarder 0,0033, Mensch 0,0035, Fuchs 0,0023. Frettchen 0,0022. Auch bei den Enten, bei denen Männchen und Weibchen zu vergleichen möglich ist, liegt die Differenz in ähnlicher Höhe:

Tabelle 6.

(Die Herzgröße bei Enten nach Angaben von O. Timmann.)

2	Krickenten	♂ 0,03023	0,0022	5	Stockenten	♂ 0,03241	0,0032
2	„	♀ 0,02803		4	„	♀ 0,02920	
6	*Hausenten*	*♂ 0,02570*	*0,0032*				
7	„	♀ 0,02334					

Durch schrägen Druck sind die Haustiere, die neben ihren Wildformen stehen, hervorgehoben. Auch hier, wo durch die Domestikation so erhebliche Größenunterschiede hervorgerufen sind, wird erst durch die Exponentenmethode es möglich, genaue zahlenmäßige Vergleiche anzustellen. Gegenüber den Wildformen zeigen sie eine erhebliche Herabminderung der Werte, die beim Kaninchen z. B. noch unter 0,01 hinuntergehen, was bei keiner der deutschen Wildtierarten sich findet.

Auch verwandte Tiere aus verschiedenen Klimaten sind häufig verschieden groß, so daß die einfache Berechnung der $^0/_{00}$-Werte keine genauen zahlenmäßigen Vergleiche gestattet. Zwar die allgemeine Folgerung, daß in den Tropen das Herz kleiner ist als bei nahe verwandten Arten in unserem Klima oder gar im Norden Europas, habe ich 1913 in meinem Reisebericht schon durch Vergleiche der $^0/_{00}$-Werte oder in manchen Fällen durch direkten Vergleich der absoluten Zahlen feststellen können. Eine genaue zahlenmäßige Feststellung des Unterschiedsgrades gestattet die Exponentenmethode. Rechnet man mit ihrer Hilfe die Werte für p aus, so erhält man, um nur einige der Säugetiere hier anzuführen, folgende Werte:

Tabelle 7.

(Herzgröße abessinischer Säuger nach Angaben von Klatt.)

1. *Arvicola abyssinica* ♀	0,00510	7. *Lepus* sp. 5 ♂	0,02540
2. *Gerbillus murinus* ♂	0,00696	8. *Cynalopex pallidus* ♀	0,02562
3. *Procavia* sp. 3 ♂	0,00965	9. *Madoqua saltiana* ♂♀	0,02597
4. *Nyctinommus pumilus* ♀	0,01558	10. Grauschakal 6 ♀	0,03042
5. *Hystrix* sp. ♂	0,02137	10. „ 5 ♂	0,03104
6. *Herpestes albicauda* 2 ♂	0,02330	12. *Gazella isabella* 2 ♀	0,03591

Wenn auch die Reihenfolge im großen und ganzen dieselbe ist wie bei den europäischen Säugern (zuerst Muriden, dann Fledermäuse, kleine Carnivoren, große Carnivoren, Huftiere), so sind doch durchgängig die Werte erheblich tiefer als bei den europäischen Verwandten. Man vergleiche z. B. die Hasen miteinander, den Schakal mit Wolf und Fuchs, vollends die Mäuse, die hier sogar Werte weit unter 0,01 liefern, was bei keiner der europäischen Wildarten der Fall ist. Das Bild ist ein viel klareres als der Vergleich nach $^0/_{00}$-Werten von 1913.

Alle diese letzten Gegenüberstellungen zeigen so recht, daß die Herzgröße in weit höherem Grade modifizierbar ist als die Hirngröße. So ist der Herzexponent mehr ein Mittel, die biologische und individuelle Eigenart eines Tieres zahlenmäßig auszudrücken, während der Hirnexponent mehr die systematische Verwandtschaft der Spezies zu ergründen gestattet.

Einige Worte noch zu der Frage, was wird denn nun eigentlich durch die mit Hilfe des Exponenten ausgerechnete Zahl bewertet?

Oben wurde gesagt, daß der Faktor p — denn dieser ist es ja, der hier in Zahlen gefaßt wird — die Summe aller der Faktoren ausdrückt, welche abgesehen von der Körpergröße das Herzgewicht sonst noch bestimmen, und es wurde andererseits das Herz als ein Lebenszentrum bezeichnet, die Zahl dieser Faktoren also sehr weit gefaßt. Es entspricht das der Hesse'schen Auffassung, welcher sagt: „Das Herz ist das wahre Punktum saliens im Getriebe des Tierkörpers", der „Lebensmaßstab". Neuerdings hat sich besonders Pütter gegen diese hohe Einschätzung des Herzgewichtes gewendet. Nach ihm kommt es mehr auf „die Güte der Durchblutung" des Organismus an, die ihrerseits in Beziehung zur Intensität des Stoffwechsels (Maßstab: Der in der Zeiteinheit verbrauchte Sauerstoff) gesetzt werden muß. Aus dem Herzgewicht aber könne man keineswegs auf die Güte der Durchblutung schließen. Ein Herz, das etwa gegen einen Blutdruck von besonderer Höhe zu arbeiten hat, muß schwerer werden, ohne daß die Durchblutung im geringsten besser zu werden braucht, so daß hier also der Schluß auf eine höhere Lebensintensität aus dem bloßen Herzgewicht zu falschen Anschauungen führen müßte. „Es kann bei unähnlichen Herzgewichten ähnliche Durchblutung bestehen . . . Nur wenn die Widerstände gleich sind, bedeutet eine größere Leistung des Herzmuskels auch eine größere Leistung des Herzens für den ganzen Körper." Damit wird der Wert physiologisch-anatomischer Schlüsse aus dem bloßen Herzgewicht stark herabgemindert, je mehr, je ferner die verglichenen Formen sich systematisch stehen. Gerade für Überlegungen aber wie die es sind, von denen ich eigentlich zu dieser Untersuchung geführt wurde, nämlich Domestikationsstudien an Haustieren und ihren wilden Verwandten oder vergleichende Untersuchungen an verschiedenen Haustierrassen dürfte der Betrachtung der Herzgröße und der in diesem Aufsatz befürworteten Methode ihrer Vergleichung ihr Wert bleiben. Freilich bin ich mir auch darüber klar, daß man zum Ziel der physiologisch-anatomischen Forschung, nämlich der Zurückführung der Formverhältnisse der Organismen auf bestimmte physiologisch-ökologische Teilgeschehnisse an denselben um so sicherer gelangen wird, je weiter man den Kreis der metrischen Feststellungen zieht. Hätten wir auch nur bei der Hälfte der Formen, für welche das Herzgewicht genau bekannt ist, auch metrische Feststellungen über Pulszahl, Blutdruck u. s. w., so wäre dadurch eine weit gründlichere Erkenntnis der allgemeinen Beziehungen, wie die Erklärung besonderer von der Norm abweichender Fälle möglich. Bei allen solchen metrischen Untersuchungen aber ist Berücksichtigung der Gesamtgröße unerläßlich. Ihr Einfluß muß genau erkannt werden, um keine Fehler aufkommen zu lassen. Aber die Erkenntnis des Größeneinflusses ist nicht bloß unerläßliche Vorbedingung einer klaren Erfassung der Tatsachen, sondern, was noch weit wertvoller ist, das beste Hilfs-

mittel, eine tiefere Einsicht zu gewinnen in die gesetzmäßigen Beziehungen sowohl des Organismus zur Umwelt wie auch der physiologischen Teilgeschehnisse in ihm selbst. Die Gesamtgröße ist gewissermaßen das Skelett, durch das alle einzelnen Teilwerte genau fixiert und zu einem harmonischen Ganzen zusammengehalten werden.

Literatur.

Bergmann, J., Die Größe des Herzens bei Menschen und Tieren. Inaug.-Diss., München 1884.

Bethcke, H., Vergleichende Untersuchungen an Frettchen und Iltissen. Zool. Jahrb. Bd. 36, 1918, Abt. f. allg. Zool. u. Phys.

Dubois, E., Über die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergröße. I. Bei Säugetieren. II. Beim Menschen. — Arch. f. Anthrop. 25, 1898.

— Die gesetzmäßige Beziehung von Gehirnmasse zur Körpergröße bei den Wirbeltieren. — Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. 18, 1914.

Grober, Über Massenverhältnisse am Vogelherzen. Pflüg. Arch. f. d. ges. Phys. Vol. 125. 1908.

Hasebroek, K., Die Entwicklungsmechanik des Herzwachstums. Pflüg. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 168. 1917.

Hesse, R., Stoffwechsel und Herz. Natur und Schule V. 1906.

— Über die Beziehungen zwischen Herzgröße und Arbeitsleistung bei den Wirbeltieren. Jh.-Hefte d. Ver. f. vaterld. Natur-Kunde in Württemberg 1908.

— Tierbau und Tierleben. I. Bd.: Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig, Teubner. 1910.

Klatt, B., Bericht über eine Reise nach Eritrea im Frühjahr 1913. Sitz. Ber. Ges. natf. Fr. Berlin 1913, Nr. 8.

Lapicque, L., Sur la relation du poids de l'encéphale au poids du corps. Compt. rend. soc. de Biol. Ser. X. T. 5. 1898.

— Le poids encéphalique en fonction du poids corporel entre individus d'une même espèce. Bull. et mém. de la soc. d'anthrop. Paris Ser. V. T. 8. 1907.

Magnan, A., Le poids des muscles pectoraux et le poids du coeur chez les oiseaux. — Compt. rend. Assoc. franc. Av. sc. Sess. 41. 1913.

Müller, E., Vergleichende Untersuchungen an Haus- und Wildkaninchen. Zool. Jahrb. Bd. 36. 1918. Abt. f. allg. Zool. u. Phys.

Müller, W., Die Massenverhältnisse des menschlichen Herzens. Hamburg und Leipzig, Leop. Voß. 1883.

Parrot, C., Über die Größenverhältnisse des Herzens bei Vögeln. Zool. Jahrb. Bd. 7. 1894. Abt. f. Syst.

Pütter, A., Studien über physiologische Ähnlichkeit. I—IV. Pflüg. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 168. 1917.

— Studien über physiologische Ähnlichkeit. V. Ähnliche Herzgewichte. Pflüg. Arch. f. d. ges. Phys. 172 1918.

Rubner, M., Über den Einfluß der Körpergröße auf den Stoff- und Kraftwechsel. Zeitschrift f. Biol. 19. 1883.

Snell, O., Das Gewicht des Gehirns und des Hirnmantels der Säugetiere in Beziehung zu deren geistigen Fähigkeiten. Münch. mediz. Wochenschr. 39. 1892.

— Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. Arch. f. Psych. 23. 1892.

Strohl, Die Massenverhältnisse des Herzens im Hochgebirge. Zool. Jahrb. 30. 1910. Abt. f. allg. Zool. u. Phys.

Timmann, O., Vergleichende Untersuchungen an Haus- und Wildenten. Zool. Jahrb. 36. 1918. Abt. f. allg. Zool. u. Phys.
Welcker-Brandt, Gewichtswerte der Körperorgane bei dem Menschen und den Tieren. Arch. f. Anthrop. 28. 1902.

Über die Differenzierung der tierischen Kaumuskeln zu menschlichen Sprachmuskeln.

Von **Prof. P. Schiefferdecker**, Bonn.

In einer vor kurzem erschienenen Arbeit[7]), in der ich menschliche und tierische Kaumuskeln nach meiner Methode der Ausmessung der Muskelfaser- und Kernquerschnitte untersucht habe, bin ich zu dem Ergebnisse gekommen, daß die menschlichen Kaumuskeln sich aus den tierischen derartig differenziert haben, daß sie beim Menschen nicht nur dem Kauakte, sondern auch dem Mechanismus der Sprache zu dienen imstande sind. Diese Differenzierung ist in der Weise eingetreten, daß die bei den Tieren in ihrer Dicke nur sehr wenig verschiedenen Muskelfasern beim Menschen sehr große Dickenunterschiede zeigen, daß also bei ihm sehr verschiedene Arten von Muskelfasern in den Kaumuskeln bunt durcheinander gemischt liegen. Sehr verschiedene „Arten", denn diese Fasern unterscheiden sich nicht nur nach ihrer Dicke, sondern auch nach dem Verhalten ihrer Kerne. Ich habe schon in früheren Muskelarbeiten immer wieder zeigen können, daß ein Muskel stets ein mehr oder weniger kompliziert gebautes Organ ist, da er stets aus verschieden dicken Fasern sich aufbaut, die sich ihrem ganzen Wesen nach verschieden verhalten. Es wird dies bewiesen durch die Kernfaserverhältnisse. Je größer die Verschiedenheiten der Fasern in einem Muskel sind und je mehr Arten von verschiedenen Fasern in ihm auftreten, um so komplizierter ist der Bau des Muskels, und um so kompliziertere Leistungen vermag er auszuführen. Die von mir bisher untersuchten menschlichen Kaumuskeln, der Masseter, Pterygoideus internus und Temporalis, zeigen nun alle drei eine höhere Differenzierung als die entsprechenden tierischen Muskeln, besonders hochgradig differenziert ist aber der Masseter, der die beiden anderen genannten Muskeln in dieser Beziehung bei weitem übertrifft. Welches die Ursache hierfür ist, läßt sich vorläufig noch nicht angeben: entweder müßte der Masseter bei den Sprachbewegungen weitaus stärker beteiligt sein als die beiden anderen Muskeln, oder sein Bau muß schon vor der Einwirkung der Ursache, welche die drei Muskeln verändert hat, nach dieser späteren Richtung hin abgewichen sein von den beiden anderen Muskeln, oder endlich der Masseter ist infolge seiner früheren Entwicklungsgeschichte leichter umbildungsfähig gewesen als die beiden anderen Muskeln, so daß er infolgedessen in stärkerem Grade hat umgewandelt werden

können. Welche von diesen dreien die wirkliche Ursache gewesen ist, läßt sich zurzeit noch nicht feststellen, es geht aber aus der hier möglichen Fragestellung schon die wichtige Tatsache hervor, daß der phylogenetisch frühere Bau eines Muskels von wesentlichem Einfluß sein kann auf den gegenwärtigen Aufbau, wie er sich bei meiner Untersuchungsmethode herausstellt. Hieraus folgt dann weiter, daß man mit dieser Methode nicht nur die gegenwärtigen Eigentümlichkeiten in dem Baue eines Muskels aufzufinden vermag, sondern bis zu einem gewissen Grade auch die der früheren Entwicklungsstadien. Dadurch wird die Methode einerseits weit leistungsfähiger, als ich selbst früher angenommen habe, andererseits wird es aber auch weit schwerer, die aufgefundenen Eigentümlichkeiten richtig zu deuten, da diese nicht mehr einfach sämtlich auf die gegenwärtige Tätigkeit des Muskels bezug haben, sondern auf alle früheren, die der Muskel stammesgeschichtlich jemals ausgeübt hat. Nun wissen wir aber schon aus der Arbeit von Lubosch[2]), daß unsere Kaumuskeln sich aus ganz verschiedenen Muskeln herausgebildet haben. Wenn sie jetzt bei uns in bezug auf ihren Aufbau eine gewisse, charakteristische Ähnlichkeit bekommen haben, so beruht das also auf einer allmählichen Umänderung, die bei allen dreien durch die Einwirkung derselben Ursachen eingetreten ist, als diese Ursachen sind aber nur anzusehen: die besondere Art des Kauens und Beißens und die allmähliche Ausbildung der Sprache. Da die Sprachtätigkeit die bei weitem komplizierteste Tätigkeit ist, die ein Muskel überhaupt auszuüben vermag, so wird sie speziell als Ursache in Betracht kommen für den auffallend komplizierten Aufbau, den wir bei den menschlichen Kaumuskeln und namentlich bei dem Masseter finden. Es gilt das bisher Gesagte natürlich für jedes Organ des Körpers: ein jedes hat seine Stammesgeschichte, während deren es sich allmählich umgebildet hat zu der Form, die es jetzt bei uns erreicht hat. Bei den Muskeln läßt sich diese Umänderung aber jetzt schon mit Hilfe meiner Methode bequem nachweisen. Ich habe bei meiner Untersuchung weiter feststellen können, daß auch zwischen dem Aufbaue der Kaumuskeln — namentlich des Masseters, der hauptsächlich untersucht worden ist — der verschiedenen Tierarten, selbst innerhalb derselben Ordnung, sich wesentliche Unterschiede auffinden lassen, die aber vorläufig nicht gedeutet werden können. Sie sind vermutlich auf die verschiedene stammesgeschichtliche Entwicklung der Tierarten zurückzuführen. Im ganzen aber waren die tierischen Muskeln einander doch wieder recht ähnlich im Gegensatze zu denen des Menschen. Auch der Masseter des Mandrill stimmte hierin mit den tierischen Muskeln durchaus überein, stand also, ebenso wie diese, in vollem Gegensatze zu dem menschlichen Muskel. Es zeigte sich also kein allmählicher Übergang durch die Primaten zum Menschen hin, und das war ja auch durchaus ver-

ständlich, wenn die Sprache die Hauptursache der Umänderung war. Hieraus war dann weiter zu schließen, daß diese Umänderung in der Stammesgeschichte des Menschen erst sehr spät eingetreten sein konnte. Dieser Schluß fand seine Bestätigung darin, daß auch bei menschlichen Embryonen diese Umänderung erst spät hervortritt: bei einem Embryo aus dem 6.—7. Monate zeigten sich zuerst deutlicher verschieden dicke Fasern, noch deutlicher war die Mischung bei dem Neugeborenen, doch muß die eigentlich charakteristische Ausbildung erst während der Kindheit eintreten. Es mußte eben während der menschlichen Stammesgeschichte erst ein Zustand erreicht werden, in dem das menschliche Gehirn so weit entwickelt war, daß die ersten deutlicheren Anfänge der Sprache aufzutreten vermochten. Mit der allmählich immer weiter fortschreitenden Gehirnentwicklung konnte sich die Sprache mehr und mehr vervollkommnen und dementsprechend die Differenzierung der Kaumuskeln mehr und mehr zunehmen, bis dann schließlich unsere jetzige Sprache und damit der jetzt vorhandene feinere Aufbau der Muskeln entstanden waren. Dieser Umbildung der Muskeln mußte parallel gehen eine allmähliche Umbildung und Ausbildung des nervösen Apparates für die Mechanik des Sprechens. In dieser Hinsicht ist eine Arbeit von Jelgersma[1]) von großem Interesse, die ebenfalls vor kurzem erschienen ist. Jelgersma weist in dieser nach, daß die starke Entwicklung des menschlichen Kleinhirns mit auf die Entwicklung der Sprache zurückzuführen ist.

Die Sprache ist nach Jelgersma die komplizierteste Koordination, die überhaupt vorkommt, bei etwas näherer Betrachtung ist sie unübersehbar kompliziert. Die kleinsten und am meisten zusammengesetzten Bewegungen folgen in geschwindester und verschiedenster Reihenfolge und Kombination aufeinander. Das Auffallendste dabei ist, daß wir von den einzelnen Bewegungen und den Muskeln, die dabei in Tätigkeit treten, subjektiv nichts wissen. Es scheint uns, als ob das Sprechen von selbst geht und als ob ein Willensimpuls für den Ablauf der Sprechbewegungen genügte. Nichts geschieht aber von selbst und die Kontrolle der Sprechbewegungen ist wohl da, sie entgeht aber unserer subjektiven Beobachtung. Das Sprechen geht viel zu geschwind vor sich, um eine Korrektion vom Gehöre aus möglich zu machen. Wir hören wohl, was von uns selbst und anderen gesprochen wird, aber die Korrektion der Sprechbewegungen beim erwachsenen Menschen verläuft ganz außerhalb des Bewußtseins. Für diese Korrektion bleibt nur ein Sinnesorgan übrig: die Tiefensensibilität. Da aber die tiefen Gefühle ihre zentrale Endigung im Kleinhirne finden, so wird die Innervation der Sprechbewegungen zu einer zerebellaren Funktion. Große Redner brauchen nicht nur ein hochentwickeltes Broca'sches Zentrum, sondern für die richtige Koordination ihrer Sprechbewegungen auch ein fein ausgebildetes Cerebel-

lum. Das Sprechen bleibt ziemlich normal, wenn Taubheit nach dem 12. Jahre eintritt. Stummheit tritt ein, wenn das Kind taub geboren ist oder Taubheit in früherer Jugend entsteht. Das Gehör ist also hauptsächlich wichtig für die Erlernung des Sprechens. Es dient hierbei auch zur Korrektion, später geht diese ganz über auf die Tiefensensibilität und entzieht sich damit dem Bewußtsein. Der zerebrale Prozeß hat sich damit in einen zerebellaren umgewandelt. Ein derartiger Mechanismus beherrscht aber überhaupt alle unsere höheren Koordinationen.

Wenn das Sprechen ziemlich normal bleibt, falls die Taubheit erst nach dem 12. Jahre eintritt, so wird man annehmen dürfen, daß um diese Zeit der komplizierte Bau der Kaumuskeln vollständig oder fast vollständig zur Entwicklung gelangt ist, nachdem er in den letzten Embryonalmonaten sich angefangen hatte zu entwickeln, ebenso wie auch der gesamte nervöse Apparat für den Mechanismus des Sprechens um diese Zeit eine Entwicklung erreicht haben wird, die den gewöhnlichen Ansprüchen genügt. Ich sage ausdrücklich „den gewöhnlichen Ansprüchen", denn selbstverständlich wird sich namentlich der nervöse Apparat späterhin noch viel weiter auszubilden imstande sein, falls das Individuum sprachlich sich weiter vervollkommnet, durch Übung in der Muttersprache sowohl, wie namentlich auch durch die Erlernung fremder Sprachen, deren abweichende Laute natürlich eine ganz erhebliche Vermehrung in der Kompliziertheit hauptsächlich des nervösen Apparates verlangen und damit infolge der Übung bewirken werden. Es ist wohl fraglich, ob der muskuläre Apparat zu dieser Zeit des Lebens noch so weit umwandelbar ist, daß ein komplizierterer Bau in ihm durch Auftreten weiterer Dickenklassen von Muskelfasern zu entstehen vermag. Ich möchte das sogar für ausgeschlossen halten, wohl aber ist es d e n k b a r, daß in den Kernfaserverhältnissen sich unter dem Einflusse der Nerven noch weitere Verschiedenheiten herauszubilden vermögen. Wie schwierig aber auch die Umbildung des nervösen Apparates, namentlich in höherem Lebensalter geworden ist, das weiß ja jeder, der es um diese Zeit noch unternimmt, eine neue Sprache zu lernen. Ebenso merkt man dabei auch, wie schwer später Fehler zu korrigieren sind, die man früher bei der Erlernung einer Sprache mitgelernt hat, als man jung war. Der einmal gebildete nervöse Apparat ist sehr schwer wieder umzubilden. Es müssen dazu eben erst die in der Großhirnrinde niedergelegten Erinnerungsbilder wieder verändert oder ganz ausgelöscht werden, was augenscheinlich gar nicht so einfach ist. Die neu entstandenen Bilder müssen dann erst wieder auf das Kleinhirn einwirken. Zu dieser Zeit ist aber sicher jede in Betracht kommende Nervenzelle schon mit einer ganzen Anzahl von Eindrücken versehen, die einer Umänderung einen gewissen Widerstand entgegensetzen.

Die Sprache wird beim Menschen ganz allmählich entstanden

sein. Die einzelnen Laute, durch die sich der tierische Vorfahre des Menschen verständlich machte, ähnlich wie es jetzt die Affen tun, werden allmählich komplizierter geworden sein und dabei wird gleichzeitig ihre Anzahl immer mehr zugenommen haben. Bei diesem allmählichen Übergange der tierischen Lautsprache in die immer komplizierter werdende menschliche wird die Umbildung der muskulösen und nervösen Apparate sehr langsam und allmählich vor sich gegangen sein, in sehr langen Zeiträumen. Diese stehen uns ja auch zu gebote, wenn wir die ersten Menschen, von denen wir Kunde haben, in das Ende des Miocäns oder den Beginn des Pliocäns verlegen. Die Grenze zwischen dem tierischen Vorfahren des Menschen und diesem selbst ist ja schwer festzulegen. Es scheint mir ganz richtig, sie nach der geistigen Entwicklung zu bemessen, und sie also da anzunehmen, als der Mensch zuerst fähig war, sich Geräte herzustellen. Ein Wesen, welches dies zu tun vermochte, stand höher als jedes Tier, auch selbst noch als die heutigen Tiere. Aus dem Ende des Miocäns oder dem Beginne des Pliocäns finden wir aber bekanntlich die ersten vom Menschen künstlich hergestellten Werkzeuge, die Eolithen oder Archäolithen des Cantalien. Da die Menschen dieser Zeit also geistig jedenfalls höher standen als alle sonstigen Tiere, auch sogar als die Affen der Jetztzeit, so werden sie voraussichtlich auch schon eine fortgeschrittenere Art der lautlichen Verständigung besessen haben. Welcher Art diese gewesen ist, darüber wissen wir freilich gar nichts und werden hierüber wohl auch nie etwas erfahren. Jedenfalls sind wir aber berechtigt, anzunehmen, daß von dieser Zeit an oder auch schon früher bei den Menschen sicher eine Verständigungsweise existiert hat, die höher stand als die tierische und daher als der erste Anfang der menschlichen Sprache zu bezeichnen sein würde. Das können wir nach unseren jetzigen Kenntnissen sagen, jeden Augenblick kann aber ein neuer Fund gemacht werden, der den Zeitpunkt der Menschwerdung noch früher anzusetzen erlaubt. Wir sind sogar auch jetzt schon gezwungen, einen solchen weit früheren Zeitpunkt anzunehmen, da die Menschen des Cantalien schon verhältnismäßig hoch standen. Von jener Zeit an bis zur Jetztzeit hin haben also die muskulösen und nervösen Apparate Zeit gehabt, sich zu dem Zustande auszubilden, den wir heute finden. Wenn sich solche Zeiträume bekanntlich zurzeit auch nur sehr ungenau in Jahren ausdrücken lassen, so wird es sich dabei doch jedenfalls um ein paar Millionen Jahre handeln. Nach den vorliegenden Angaben vielleicht um 2—4 Millionen. Also jedenfalls um Zeiträume, die für unsere menschliche Auffassung ungeheuer groß, für die ganze Zeitdauer der Entwicklung der Tierwelt auf der Erde aber außerordentlich klein sind, und auch gegenüber der Zeit der Entwicklung der Säugetiere recht klein sind. So ist es durchaus verständlich, daß man die Spuren dieser Umbildung embryonal erst sehr spät findet.

Man kann den „Grad“ der Kompliziertheit des Muskelaufbaues aus dicken und dünnen Fasern einigermaßen klarstellen durch das Verhältnis der für die Maxima und Minima der Querschnitte der Muskelfasern gefundenen Werte. Da ergibt sich nun, daß bei dem Masseter der untersuchten Tiere die Maxima etwa 5—6 mal größer sind als die Minima, bei dem der erwachsenen Menschen dagegen 50—80 mal. Bei den menschlichen Embryonen von 5 Monaten, 6—7 Monaten und dem Neugeborenen sind die Maxima des Masseters ebenfalls etwa 5 –6 mal größer. Diese Muskeln entsprechen also in dieser Hinsicht noch den tierischen, während in bezug auf die Anordnung der Fasern schon der menschliche Typus mehr und mehr hervortritt. Die Hauptdifferenzierung muß also erst nach der Geburt während der Kindheit eintreten. Sie scheint dann nach der oben angeführten Angabe von Jelgersma im 12. Jahre der Hauptsache nach beendigt zu sein. Wie weit sie nach diesem Jahre noch weiter geht, wissen wir nicht. Selbstverständlich würde es sehr erwünscht sein, über diese kindliche Entwicklung direkte Untersuchungen zu besitzen, doch dürfte das mit großen Schwierigkeiten verbunden sein, da das Material sehr schwer zu beschaffen sein würde. Außer dem Masseter habe ich je einen menschlichen Pterygoideus internus und Temporalis untersucht. Das ist sehr wenig, ließ sich aber jetzt nicht anders machen. Bei diesen Muskeln war das Maximum etwa um das 12—15 fache größer als das Minimum. Auch diese Muskeln sind also erheblich stärker differenziert als die tierischen, aber doch bei weitem nicht in dem Grade wie der Masseter. Für den Temporalis von Hund und Eichhörnchen ergab sich das 4—5 fache. Diese Muskeln standen also in dieser Hinsicht den entsprechenden Massetern gleich (ebenfalls das 4—5 fache), während beim Menschen zwischen dem Temporalis und dem Masseter eine bedeutende Kluft lag.

Es ist selbstverständlich, daß so wichtige Untersuchungen an einem weit größeren Materiale ausgeführt werden müßten, um einigermaßen sichere Ergebnisse zu erhalten, das war aber für mich ganz ausgeschlossen, ich mußte froh sein, das vorliegende Material bearbeiten zu können. Auch so sind die Ergebnisse ja schon sehr wichtige geworden, nur sind sie noch nicht sicher genug und noch nicht genau genug, sie können nur als allgemeinste Grundzüge gelten, und das ist schade. Allerdings bin ich zurzeit damit beschäftigt, noch mehrere Pterygoidei interni und externi zu untersuchen, und weiter Geniohyoidei, die ja als Sprachmuskeln auch in Betracht kommen, aber bis diese Untersuchungen abgeschlossen sein werden, kann noch lange Zeit vergehen. Unter den Verhältnissen, unter denen ich zu arbeiten gezwungen bin, kann ich solche Untersuchungen nur sehr langsam ausführen. Ich bin natürlich selbst sehr gespannt, was diese neuen Untersuchungen ergeben werden.

Sehr auffallend und merkwürdig ist der eben erwähnte verschieden hohe Grad der Umbildung der drei menschlichen Kaumuskeln, hierfür müßte der Grund noch gefunden werden.

Der von mir untersuchte Masseter des Mandrill stimmt durchaus überein mit denen der übrigen Tiere (Maximum knapp 4 mal größer als Minimum), also zeigt der Mandrill, obwohl Primat- und Ostaffe, in dieser Hinsicht keine Spur von Annäherung an den Menschen, da eben die Sprache fehlt.

Nun ist ja sicher nicht die Sprache allein die Ursache für die beschriebene Differenzierung, auch die Kautätigkeit des Menschen ist eine andere als die der Tiere. Auch sie ist es erst allmählich geworden. Wie weit die doppelte Art der Kautätigkeit des Menschen — die Scherenbewegung und die Mahlbewegung — als erworben anzusehen ist oder vielleicht gerade als Urgut und somit als die Bewahrung eines ursprünglichen Zustandes, muß man wohl zunächst als unsicher ansehen und noch nicht entscheidbar. Aber abgesehen hiervon hat sich die Kautätigkeit des Menschen gegenüber der tierischen dadurch verändert, daß er infolge seiner immer zunehmenden geistigen Begabung sich die Nahrung weit besser auszusuchen und die ausgesuchte sich in der nötigen Menge zu verschaffen wußte, daß er schneidende Werkzeuge besaß und dann — und das ist ein sehr wichtiger Punkt — dadurch, daß er mit Hilfe des Feuers seine Nahrung zu kochen und dadurch zu erweichen vermochte. Hierdurch wurden seine Kiefer erheblich entlastet und konnten sich nach der nötigen Richtung hin weiter ausbilden. Auch beim Kauen verwendet der Mensch nicht mehr die rohe, gewalttätige Art der meisten Tiere, er kaut mit mehr Verschiedenheiten je nach der Art der Nahrung, braucht bald mehr Kraft, bald weniger, die Bewegungen sind bald schneller, bald langsamer und bei der Mahlbewegung wesentlich andere als bei der Scherenbewegung. Immerhin ist die Mannigfaltigkeit der Sprachbewegungen natürlich außerordentlich viel größer als die der Kaubewegungen. Dazu kommt dann endlich noch, daß für den Menschen der „Biß“ als „Waffe“ in Wegfall gekommen ist, er wurde durch künstlich hergestellte Waffen ersetzt dank der fortgeschrittenen Gehirnausbildung. Daß die menschlichen Kaumuskeln trotz ihrer feinen Differenzierung einer sehr großen Kraftleistung fähig sind, können wir staunend wahrnehmen, wenn wir Artisten beobachten, welche mit ihren Kaumuskeln nicht nur ihre eigene Last, sondern auch noch die anderer Menschen zu tragen imstande sind. Es ist eigentlich sehr auffallend, daß solche plumpe, mächtige Muskeln solch zarter Bewegungen, wie sie für das Sprechen notwendig sind, fähig sind.

Die Benutzung des Feuers gehört mit zu den charakteristischen Eigentümlichkeiten, die den Menschen vom Tiere unterscheiden. Wann sie zuerst in die Erscheinung getreten ist, läßt

sich mit einiger Sicherheit nicht mehr nachweisen, da man auf Feuerspuren angewiesen ist, deren Auffindung natürlich ganz dem Zufalle überlassen ist. Rutot hat behauptet, Spuren von Feuer im unteren Acheuléen, ja schon im Chelléen gefunden zu haben, sogar in dem noch älteren Strépyien. Allerdings stützen sich diese Annahmen nicht auf den Fund von Herdplätzen, sondern nur auf den von gebleichten und oberflächlich zerplatzten Feuersteinen. Noch unsicherer waren die Befunde aus dem Reutélien. Unter den tertiären Eolithen ist gar nichts derartiges gefunden worden. Alle diese Befunde sind also wohl im ganzen noch nicht sicher und sprechen vor allen Dingen nicht im geringsten für eine Verwendung des Feuers zur Bereitung der Nahrung. Ob der wohl noch früher oder zur Zeit des Reutélien anzusetzende Heidelbergmensch schon das Feuer gekannt hat, ist daher unbekannt, und dasselbe gilt natürlich von den miocänen Menschen. Der gewaltige Kiefer des Heidelbergmenschen war freilich mächtig genug, um die Nahrung auch ohne Zubereitung durch Feuer zu zerkleinern, und doch sind seine Zähne schon durchaus menschlich, und er ist sowohl für die Scherenbewegung wie für die Mahlbewegung eingerichtet.

Es ist übrigens nicht nur möglich, sondern durchaus wahrscheinlich, daß die Menschen das Feuer nicht gleich zur Bereitung der Nahrung verwandt haben, sondern weit eher zum Schutze gegen wilde Tiere, zur Erwärmung und vielleicht auch zur Zerspaltung von großen Feuersteinknollen, deren Spaltprodukte sie ja nötig brauchten. Wie weit sie es zuerst zur Erwärmung gebraucht haben, ist auch noch fraglich, denn das Chelléen und auch das Acheuléen fallen in eine Zwischeneiszeit mit warmem Klima, in der noch Elefanten lebten. Die Menschen waren an die natürliche, nicht weiter zubereitete Nahrung so gewöhnt, daß gar kein Grund für sie vorlag, diese noch erst dem Feuer auszusetzen. Wahrscheinlich wird ein zufälliger Befund die erste Anregung dazu gegeben haben. Fleisch, das zufällig mit dem Feuer in Berührung gekommen war, wird den Appetit anreizende Düfte verbreitet haben und beim Genusse besser geschmeckt haben als rohes, und so wird aus diesem Grunde das Braten und Rösten des Fleisches in Aufnahme gekommen sein. Vielleicht hat man dann auf diese Anregung hin auch pflanzliche Früchte zuzubereiten versucht, so durch Rösten. Das „Kochen" der Nahrungsmittel ist sicher erst sehr viel später aufgekommen, zu einer Zeit, da man schon Töpfe besaß. Man braucht ja allerdings, wie die vorliegenden Beobachtungen lehren, nicht notwendig „Töpfe" dazu, man kann sich auch mit dichtgeflochtenen Körben oder noch einfacher mit dem Magen der getöteten Tiere behelfen, aber es lag zunächst für die Menschen überhaupt kein Grund vor, Fleisch oder Pflanzenfrüchte mit Wasser in Berührung zu bringen, beide hatten für sie gar nichts miteinander zu tun. Erst weit später, als man schon Töpfe hatte,

wird man überhaupt zuerst dazu übergegangen sein, Wasser zu erhitzen und eventuell kochen zu lassen, und dann wird es wohl wieder erst ein Zufall oder ein vorwitziger Versuch gelehrt haben, daß man auch die Nahrung vorteilhaft mit heißem Wasser herzustellen vermochte. Hiernach würde dann sehr spät erst ein Einfluß von regelmäßig gekochter Nahrung auf die Kaumuskeln wahrscheinlich sein.

Nach dem Gesagten läßt es sich nicht feststellen, in welcher zeitlichen Beziehung die Benutzung des Feuers zu der Entstehung der Sprache steht. Jedenfalls werden wir aber annehmen können, daß die ersten Anfänge einer menschlichen Sprache sehr viel früher liegen als die Benutzung des Feuers zur Bereitung der Nahrung. Wir können also betreffs der Differenzierung der Kaumuskeln nur sagen, daß zu irgendeiner Zeit der Entwicklung der Sprache die durch Feuer zubereitete Nahrung aufgetreten ist, durch welche dann ebenfalls eine Änderung in dem feineren Aufbaue der Kaumuskulatur eintrat, zugleich mit der durch die Sprache bedingten. Man darf wohl mit Sicherheit annehmen, daß die durch die Sprache bedingten Änderungen weit erheblicher waren als die durch die Änderung im Kauen bedingten, aber beide haben sich, für uns jetzt untrennbar, miteinander vermischt.

Hält man diese Betrachtungen zusammen mit der oben mitgeteilten Feststellung, daß bei dem Pterygoideus internus und Temporalis des Menschen die Maxima nur das 12- und 15fache der Minima der Faserquerschnittsgröße betragen, während sie bei dem Masseter das 50—80fache sind, bei Tieren dagegen nur das 4—6fache, so kann man auf den Gedanken kommen, daß der Masseter der hauptsächlichste Sprachmuskel ist, während die beiden anderen hauptsächlich für den Kauakt dienen. Natürlich würde der Masseter auch als Kaumuskel mitwirken, aber seine ihm besonders zufallende Aufgabe würde die Sprache sein, während bei den beiden anderen die Sache umgekehrt liegen würde. Wie weit diese Annahme sonst noch zu begründen sein wird, läßt sich vorläufig nicht sagen, sie stützt sich zunächst nur auf den anatomischen Bau. Erfahrungsgemäß findet man aber bei einer Gruppe von Muskeln mit scheinbar gleicher oder wenigstens sehr ähnlicher Funktion gewöhnlich eine feinere Differenzierung der einzelnen Muskeln, durch welche jeder einzelne Muskel wieder seine besondere Funktion erhält. Von den hier in Betracht kommenden drei Muskeln ist der Temporalis wohl als der Hauptkraftmuskel anzusehen, da er sich an den Muskelfortsatz des Unterkiefers ansetzt und infolgedessen eine größere Hebelkraft zu entwickeln vermag. Das würde für die Kaufunktion sehr wichtig, für die Sprachfunktion ohne Bedeutung sein. Er ist

außerdem weit feinfaseriger als die beiden anderen Muskeln, die in dieser Hinsicht etwa gleich sind, wird also eine reichere Innervation besitzen. Wir haben ja auch feststellen können, daß die Größe des Temporalis mit der zunehmenden Entwicklung des Menschen mehr und mehr abgenommen hat, zusammen mit der Reduktion der Zähne und des ganzen Kiefers, was ebenfalls für seine starke Beteiligung am Kauakte sprechen würde. Allerdings haben auch die beiden anderen Muskeln an Größe abgenommen; das Verhältnis läßt sich bis jetzt nicht genauer feststellen. Wenn ich sage, daß der Masseter und der Pterygoideus internus in bezug auf ihre Faserdicke fast gleich sind, so ist das insoweit richtig, als die „Durchschnittsgröße" der Fasern in Frage kommt. Der Masseter besitzt aber eine große Anzahl weit feinerer Fasern als der Pterygoideus, dafür dann aber auch einige weit dickere. Er ist eben in weit höherem Maße differenziert. So sind also die Muskeln alle deutlich voneinander verschieden und hierzu kommen dann noch die Verschiedenheiten der Kerne. Schon aus dieser Verschiedenheit im Baue geht hervor, daß jeder von diesen drei Muskeln auch eine etwas andere Funktion besitzen wird. Welches nun die Unterschiede zwischen dem Masseter und dem Pterygoideus internus in dieser Hinsicht sein werden, läßt sich aus der Lage kaum ableiten, dem feineren Baue nach könnte der erstere aber, wie schon gesagt, hauptsächlich der Sprachmuskel sein. Das würde dann allerdings ein sehr wesentlicher funktioneller Unterschied sein.

Hier sei noch erwähnt, daß der Masseter eines Chinesen sich in bezug auf seine Faserverhältnisse ganz ebenso verhielt, wie die Muskeln der Deutschen, daß er aber erheblich mehr Kernmasse besaß, so daß seine „relative Kernmasse", d. h. das prozentuale Verhältnis zwischen Kernmasse und Fasermasse, eine sehr wichtige Größe, bei ihm 1,09 % betrug, während es bei den Deutschen etwa 0,70 % betrug, ein sehr wesentlicher Unterschied, der wahrscheinlich als ein Rassenunterschied anzusehen sein wird. Allerdings müßten erst noch mehr Chinesen hieraufhin untersucht werden, um festzustellen, wie weit diese Größe sich als konstant erweist. Noch in einer anderen Beziehung lieferte der Masseter dieses Chinesen interessante Ergebnisse. Ich hatte in meiner Herzarbeit[4]) nachweisen können, daß es Menschen mit großen und solche mit kleinen Muskelkernen gibt, und zwar machte ich einen Unterschied dabei zwischen „individuellen" und „urrassigen" Verschiedenheiten, die letzteren waren weit größer und meiner Deutung nach auf zwei Urrassen zurückzuführen. Derselbe Chinese war auch bei der Herzarbeit untersucht worden und hatte sich dort als deutlich „großkernig" erwiesen. Ich habe über diese Dinge auch berichtet in „Die Naturwissenschaften" Bd. 5, H. 19, 1917, S. 309—316. Ganz ebenso wie der Herzmuskel verhielt sich nun auch der Masseter dieses Chinesen, seine Kerne

besaßen ein Volumen von 75 kμ, während die der Deutschen Muskeln nur ein solches von etwa 50 kμ aufwiesen, also ein sehr bedeutender Unterschied, aus dem hervorging, daß die hier untersuchten Deutschen „kleinkernig" waren, während der Chinese sich wieder als „großkernig" erwies.

Ich habe seit einigen Jahren versucht, die Anthropologie durch vergleichend-mikroskopische Untersuchungen zu fördern, und wie ich wohl sagen darf, mit Erfolg. Die erste dieser Arbeiten behandelte die Wangenhaut des Menschen[3]), eine Fortsetzung dieser ist jetzt fast abgeschlossen, die zweite den menschlichen Herzmuskel[4]), eine dritte beschäftigte sich mit den Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere[5]), die vierte ist die hier besprochene Arbeit[7]) über die Kaumuskeln. Die Ergebnisse dieser letzteren, die ich hier angeführt habe, sind natürlich nur ein Teil der im ganzen von mir erhaltenen. In der Hautdrüsenarbeit[5]) konnte ich nachweisen, daß die Primaten sich von den übrigen Säugetieren, so weit mir das bekannt geworden war, unterscheiden dadurch, daß bei ihnen bestimmte Hautdrüsen über andere mehr und mehr das Übergewicht gewinnen, und daß dieser Vorgang beim Menschen, der an der Spitze der Primaten steht, seinen höchsten Grad erreicht: Während bei den sonstigen Säugetieren die apokrinen Drüsen (auch als große Schweißdrüsen bezeichnet) bei weitem am meisten verbreitet sind, sind beim Menschen die ekkrinen Drüsen (auch als kleine Schweißdrüsen bezeichnet) auf dem bei weitem größten Teile des Körpers ausschließlich vorhanden, nur an einigen wenigen beschränkten Teilen befinden sich auch mit ihnen zusammen die anderen. Die Affen, welche beide Drüsenarten in weiterer Verbreitung zu besitzen scheinen, würden einen Übergang bilden, sie würden „gemischtdrüsig" sein. Auch für diese Arbeit war leider das untersuchte Material notgedrungen recht klein, so daß ich nur einige Hauptsachen feststellen konnte. Die Untersuchung menschlicher Embryonen ergibt nun, wie das Carrossini auch schon gefunden hat, daß ursprünglich weit mehr apokrine Drüsen angelegt werden, als später zur Entwicklung kommen, daß also der größte Teil dieser Drüsen während der embryonalen und wahrscheinlich auch noch der kindlichen Entwicklung zugrunde geht. Der Mensch stammt also zweifellos von Vorfahren ab, die weit mehr apokrine Drüsen besaßen, sich also den sonstigen Säugetieren in dieser Hinsicht weit mehr näherten. Aus irgendeinem uns noch unbekannten Grunde, der natürlich mit seiner ganzen Entwicklung auf das engste zusammenhängt, hat der Mensch nun später diese Drüsen zum größten Teile eingebüßt. Wegen des Näheren verweise ich auf die Arbeit. Wir werden weiter annehmen können, daß dieser Vorgang der Drüsenreduktion beim Menschen stammesgeschichtlich erst spät aufgetreten ist, da wir ihn ontogenetisch erst in den späteren Embryonalmonaten

finden. Immerhin tritt er früher auf als die Umbildung der Kaumuskeln und es ist auch ganz verständlich, daß er früher eingetreten sein wird in der Phylogenese, wahrscheinlich zu einer mehr oder weniger langen Zeit nach der Abtrennung des Menschenstammes von dem Ostaffenstamme oder von dem der Anthropoiden, darüber weiß man ja noch nichts. Jedenfalls aber wohl zu einer Zeit, da die Vorfahren des Menschen noch rein tierisch waren.

Diese beiden Vorgänge, sowohl die Umbildung der Kaumuskeln wie die der Drüsen, sind nur zu verstehen, wenn man eine Vererbung erworbener Eigenschaften annimmt, und hierzu gehört dann wieder die Annahme einer Beeinflussung der Keimzellen durch den gesamten übrigen Körper. Ich habe mich über eine solche auch in einer vor kurzem erschienenen Arbeit[6]) über die „Konstitution" ausgesprochen, nachdem ich diese Annahme im Prinzipe schon vor einer Reihe von Jahren vertreten hatte. Ohne eine solche Annahme ist unsere gesamte Stammesentwicklung unverständlich, da sie nun aber doch unleugbar vorhanden ist, so wird man eben auch jene Beeinflussung der Keimzellen durch den Körper annehmen müssen.

Literatur.

1. Jelgersma, G., Die Funktion des Kleinhirns. Journ. f. Psychol. u. Neurol. Bd. 23, H. 5/6, S. 137—162, 1918.
2. Lubosch, W., Vergleichende Anatomie der Kaumuskeln der Wirbeltiere, in 5 Teilen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 53, S. 51—188, 1914, mit 5 Taf. u. 28 Abb. im Text.
3. Schiefferdecker, Paul, Der histologische und mikroskopisch-topographische Bau der Wangenhaut des Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1913, Anat. Abt. S. 191—224, mit 3 Taf.
4. — Untersuchung des menschlichen Herzens in verschiedenen Lebensaltern in bezug auf die Größenverhältnisse der Fasern und Kerne. Arch. f. die gesamte Physiol Bd. 165, S. 499—564, 1916.
5. — Die Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere, ihre biologische und rassenanatomische Bedeutung sowie die Muscularis sexualis. (Vorläufige Mitteilung.) Biol. Zentralbl. Bd. 37, Nr. 11, S. 534—562, ausgegeben am 30. Nov. 1917.
6. — Betrachtungen über die „Konstitution". Zeitschr. f. angewandte Anatomie u. Konstitutionslehre Bd. 4, H. 4, S. 200—224, 1918.
7. — Untersuchung einer Anzahl von Kaumuskeln des Menschen und einiger Säugetiere in bezug auf ihren Bau und ihre Kernverhältnisse nebst einer Korrektur meiner Herzarbeit (1916). Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. 173, H. 4—6, 1919, mit 36 Textabbildungen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel
Professor der Botanik

und

Dr. R. Hertwig
Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band **Oktober 1919** **Nr. 10**

ausgegeben am 15. November 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: H. Driesch, Studien über Anpassung und Rhythmus. S. 433.
H. Jordan, Die Phylogenese der Leistungen des zentralen Nervensystems. S. 462.
R. Demoll, Die Bedeutung der Elytren der Käfer für den Flug. S. 474.
A. Forel, Entgegnung. S. 478.
Referate: O. Renner, N. Heribert-Nilsson, Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix. S. 479.

Studien über Anpassung und Rhythmus.

Von **Hans Driesch**, Heidelberg.

Gewisse schwierige Probleme aus der Philosophie des Organischen werden in diesen Studien aufs Neue behandelt, in der Hoffnung, daß dadurch die Einsicht in sie erweitert und vertieft werde. Die zweite Studie befaßt sich fast ausschließlich mit Gedankengängen von Georg Klebs. Als er diese Studie schrieb, ahnte der Verfasser nicht, daß er damit in der Diskussion mit seinem Freunde und Arbeitsgenossen das „letzte Wort" haben werde: er hätte es sich wahrlich anders gewünscht.

I. Zur Lehre von der Anpassung.

1. Grundbegriffe.

Wir gehen aus von drei Begriffspaaren, welche in meinen naturphilosophischen Schriften eingeführt worden sind: Anpassung und Angepaßtheit, Eigenfunktion und harmonische Funktion, primäre und sekundäre Regulation.

a) Anpassung ist ein Vorgang, Angepaßtheit ist ein Zustand rein als Zustand betrachtet, das heißt so, daß nach seiner Herkunft nicht gefragt wird.

Der Vorgang der Anpassung gehört zu den Regulationen. „Regulation ist ein am lebenden Organismen geschehender Vorgang oder die Änderung eines solchen Vorganges, durch welchen oder durch welche eine irgendwie gesetzte Störung seines vorher bestandenen ‚normalen' Zustandes ganz oder teilweise, direkt oder indirekt, kompensiert und so der ‚normale' Zustand oder wenigstens eine Annäherung an ihn wieder herbeigeführt wird." (Org. Reg. 1901, S. 92, ähnlich Phil. d. Org. I, 1909, S. 167). Es gibt zwei Klassen von Regulationen: Restitutionen und Anpassungen, die ersten stellen die gestörte Organisation, die zweiten den gestörten Funktionszustand wieder her; Restitutionen und Anpassungen greifen ineinander, denn „jede Entfernung von Teilen verändert auch den Funktionszustand des Organismus" (Ph. d. O. l. c.).

Angepaßtheit bedeutet eine besondere gegebene Einrichtung des Organismus, welche typisches ‚normales' Funktionieren im weitesten Sinne des Wortes bedingt (Ph. d. O. I, S. 187 f., wo freilich keine strenge Definition, sondern nur eine Erläuterung des Begriffs gegeben ist).

b) Eigenfunktion leistet ein Teil des Organismus, wenn er die für ihn typische Art spezifischen Stoff- und Energiewechsels leistet (Ph. d. O. I, S. 191 f.; zuerst in Ergebn. d. Anat. u. Entw.-gesch. 8, 1899, S. 793). Die harmonische Funktion bezieht sich nicht auf die unmittelbare Leistung eines bestimmten Teiles als solche, „sondern auf den Effekt dieser Leistung auf andere Teile desselben Individuums oder sogar auf das Ganze"; sie ist „harmonisch" „auf Grund der Kompositions- und Funktionalharmonie des Individuums" (l. c.). Es besteht nämlich eine statische Harmonie im Organismus, die sich dreifach, nämlich in Kausalharmonie, Konstellationsharmonie und Funktionalharmonie gliedern läßt: Kausalharmonie ist gegeben in dem Zueinanderpassen „zwischen formativen Ursachen und Ursachsempfängern" [1]), Konstellationsharmonie äußert sich darin, „daß ein ganzer Organismus den Abschluß der Entwicklung bildet, trotz der relativen Unabhängigkeit der zu ihm führenden Prozesse" [2]), Funktionalharmonie ist „ein Ausdruck für die Einheit und das Ineinandergreifen der organischen Funktionen" [3]) (Ph. d. O. I, S. 109; zuerst Analyt. Theorie d. org.

1) Beispiel: Der Augenbecher reizt die Haut zur Linsenbildung und sie kann dem Reiz entsprechen.

2) Darm und Mund der Seeigellarven entstehen ganz unabhängig voneinander, „passen" dann aber zueinander.

3) Die Funktionen der einzelnen Darmteile sind aufeinander „abgestimmt", jede spätere setzt die frühere voraus.

Entw. 1894, S. 92—94; für Konstellationsharmonie habe ich gelegentlich auch „Kompositionsharmonie" gesagt).

c) Primär-regulatorisch ist „jede morphogenetische oder funktionale Leistung, welche in ihrer inneren Natur einen regulatorischen Zug trägt, d. h. von sich selbst aus dahinstrebt, das Ganze der Organisation und des Funktionszustandes normal zu erhalten"; sekundär-regulatorisch dagegen sind „alle Geschehnisse im Gebiet der Formbildung und des Funktionierens, welche dazu dienen, den gestörten Zustand auf Bahnen, die außerhalb des Bereiches sogenannter Normalität liegen, wiederherzustellen" (Ph. d. O. I, S. 189; zuerst Arch. f. Entwicklungsmechanik 3, 1896, S. 378).

2. Beispiele von Angepaßtheit und primärer Anpassung[4]).

Im Anschluß an die hier noch einmal festgelegten drei Begriffspaare sollen nun eine Reihe von organischen Geschehnissen auf ihr begriffliches Wesen hin geprüft werden. Es handelt sich zunächst nur um eine strenge begriffliche Klassifizierung der Geschehnisse. Eine solche strenge Klassifizierung ist notwendig, da mit der Anwendung der Begriffe „Anpassung" und „Funktion" außerordentlich lässig vorgegangen zu werden pflegt: Anpassung und Angepaßtheit, Eigen- und harmonische Funktion werden fortwährend durcheinander geworfen.

a) Vorgänge als Ausdruck von Angepafstheit, nicht von Anpassung.

Nicht weil ein Vorgang im Organismus nun eben ein zur Wahrung des strukturellen und funktionellen normalen Ganzen dienender „Vorgang" ist, ist er deswegen allein schon eine „Anpassung". Vorgänge rein als Vorgänge ergeben sich aus den Beziehungen der Organisation zum Medium; und weil die Organisation einschließlich ihrer Funktionen eben harmonisch ist mit Rücksicht auf Bildung und Erhaltung des Ganzen, deshalb sind die einzelnen aus ihr fließenden Vorgänge ohne weiteres ganzheitsfördernd oder ganzheitserhaltend, also, um einmal das übliche, allzu psychologisch klingende Wort zu gebrauchen, „teleologisch" im rein deskriptiven Sinne dieses Wortes. Die Ganzheit ist da und ihr Erhalten- und Gefördertwerden durch die Vorgänge ist auch da; von „Theorie" ist hier gar nicht die Rede, bloß von der scharfen Formung eines beziehlichen reinen Sachverhaltes.

Nicht „Anpassungen" sind also die seltsam „elektiven" Vorgänge, die sich an den Wurzeln der Pflanzen und am Epithel der Niere zeigen, wenigstens, soweit bloß ihre „auswählende" Seite in Frage kommt. Die Nierenepithelien lassen alles aus dem Blute heraus durchtreten, was nicht zur normalen Zusammensetzung des Blutes gehört; die Wurzel der Pflanzen läßt nur bestimmte Stoffe jeweils

4) Ausführlicheres in unserer Phil. d. Organ. I, S. 193 ff.

in bestimmter Konzentration ein-, beziehungsweise durchtreten. Alles ist verständlich als bloßes Angepaßtsein, d. h. auf Grund der Annahme eines ganz bestimmten gegebenen physikalisch-chemischen Baues, dessen bloßes Dasein die Vorgänge, so wie sie sind, bedingt. Ein harmonisch ablaufender Vorgang ist also zunächst nur der Ausdruck von Angepaßtheit.

b) Einfache Fälle von Anpassung.

Wie nun steht es bei Änderungen von funktionellen Vorgängen, welche Änderungen des Mediums entsprechen? Sind sie ohne weiteres „Anpassungen"? Wir müssen die quantitativen Änderungen jedenfalls von qualitativen scheiden und wollen zunächst nur quantitative Änderungen betrachten. Ein gutes Beispiel bietet die sogenannte Wärmeregulation der warmblütigen Wirbeltiere: die Körpertemperatur dieser Organismen erhält sich konstant, gleichgültig ob die Außentemperatur steigt oder fällt. Was liegt dem letzhin zugrunde? Man weiß es nicht. Wir mögen hier, da uns nur am Grundsätzlichen liegt, das oft gebrauchte Wort „Wärmezentrum" heranziehen und so tun, als sei sicher erwiesen, daß ein bestimmter Hirnort zu allen Wärmeregulationen in Beziehung steht. Das Funktionieren des Wärmezentrums würde also bei Abkühlung stärkere Verbrennung und Verengung der Kapillaren der Haut, bei Erwärmung Herabsetzung der Verbrennung, Erweiterung der Kapillaren und Schweißabsonderung bewirken. Das Wärmezentrum wäre hier das eigentlich „Reagierende". In der geschilderten Weise zu reagieren wäre seine Eigenfunktion; seine harmonische Funktion wäre der Effekt seiner Eigenfunktion, d. h. die Erhaltung gleicher Temperatur in allen Teilen des Organismus; im Wege harmonischer Funktion, so können wir auch sagen, bewirkt die (im einzelnen unbekannte) Eigenfunktion des Zentrums, daß andere Teile des Organismus, z. B. die Kapillaren, ihre Eigenfunktion ändern, alles in quantitativem Sinne. Ist das „Anpassung"? Fraglos. Aber so, wie es geschieht, zu reagieren, das ist überhaupt die Eigenfunktion des hypothetischen Wärmezentrums: also handelt es sich um primäre Regulation, beziehungsweise Anpassung im Sinne unserer Definition. Das Wärmezentrum vermittelt Anpassung, weil es ist, was es ist. Und ganz ähnliches liegt wohl bei Erhaltung der verschiedenen Stoffgleichgewichte, des Stickstoffgleichgewichts z. B., vor, obwohl man hier das „Zentrum" erst recht nicht kennt.

Gewisse primäre Anpassungen, nämlich solche bei denen nur Quantitatives in Frage kommt, sind also unmittelbar die Folge von Angepaßtheit.

c) Das Problem der Durchlässigkeitsanpassungen[5]).

Wenn die Oberhaut der Pflanzenwurzel oder das Epithel der Niere aus „normaler" Umgebung Stoffe nur in quantitativ und qualitativ „elektiver" Weise durchtreten läßt, so haben wir das oben (2a) Angepaßtheit genannt. Hier kam überhaupt keine eigentliche Regulation, keine Vorgangsänderung, in Frage.

Wir wollen nun ein anderes, viel erörtertes Problem aus der Lehre von der Durchlässigkeit organischer Oberflächen untersuchen. Es gibt jedenfalls Anpassungen der Durchlässigkeit. Fragen wir zuerst, mit bezug auf was hier „angepaßt" werden soll.

Es kommen zwei Ziele der Durchlässigkeitsanpassung in Frage: erstens soll die „normale" Zusammensetzung der Säfte des Organismus gewahrt bleiben, zweitens soll der Organismus oder ein bestimmter Teil des Organismus in bestimmtem Maße „turgescent", d. h. gespannt bleiben; anders gesagt: er soll nicht schrumpfen, aber auch nicht platzen. Der Organismus soll also, kurz gesagt, im Wechsel der Außenbedingungen seine Säftezusammensetzung und einen bestimmten Grad von Turgescenz bewahren[6]).

In bezug auf Durchlässigkeit überhaupt sind nun folgende Fälle apriori denkbar:

1. Die Oberfläche des Organismus ist absolut undurchlässig für Wasser und für gelöste Substanzen, d. h. absolut impermeabel (abgesehen von ihrer Permeabilität für Gase); in diesem Falle bewahrt der Organismus seine gegebene Säftezusammensetzung und Turgescenz ohne weiteres.

2. Die Oberfläche des Organismus ist absolut permeabel. Alsdann untersteht er völlig den Diffusions-Ausgleichsgesetzen. Er bleibt in diesem Falle stets turgescent, wenn er es einmal war, aber er bewahrt offenbar nicht in jedem Wechsel des Mediums seine Säftezusammensetzung.

3. Die Oberfläche des Organismus ist semipermeabel, d. h. permeabel für Wasser, impermeabel für gelöste Substanzen. In diesem Falle bewahrt er seine Säftezusammensetzung in jedem Falle, aber nicht seine Turgescenz: er schrumpft in hypertonischem Medium, er kann bis zum Platzen sich ausdehnen in hypotonischem, beides nach Maßgabe der osmotischen Druckdifferenzen und der durch sie bedingten Wasserbewegungen.

5) Hierzu vgl. die guten Gesamtdarstellungen von O. Cohnheim, Physiologie der Verdauung und Ernährung, 1908. 17. Vorlesung, zumal Seite 306 ff., und von R. Höber, Physikal. Chemie der Zelle und der Gewebe, 3. Aufl. 1911, Kapitel 2, 6, 7, 13. Gesamtdarstellung des botanischen Materials bei Ungerer, Die Regulationen der Pflanzen, 1919, S. 222 ff.

6) Turgescenz stammt durchaus nicht nur von osmotischer Hypertonie (Überdruck) im Innern der Zellen, sondern wahrscheinlich in weit höherem Grade von kolloidaler Quellung; sie wird aber durch Änderung der osmotischen Verhältnisse geändert.

Das sind die allgemeinsten apriori denkbaren Fälle. In ihnen wird, soweit überhaupt Durchlässigkeit in Frage kommt, also bei 2. und 3., die Permeabilität als in beiden Richtungen, von innen nach außen und von außen nach innen, gleich möglich aufgefaßt.

Es sind nun aber auch noch folgende Fälle denkbar:

4. Am Organismus oder an einem Organ sind die aufnehmenden Oberflächen nur von außen nach innen absolut permeabel oder semipermeabel, von innen nach außen dagegen impermeabel, es sind aber die abgebenden Oberflächen von innen nach außen absolut permeabel oder semipermeabel, von außen nach innen dagegen impermeabel. In diesem Fall würde unter gewissen Umständen einseitig ein Wasserstrom (bei Semipermeabilität) oder ein Lösungsstrom (bei völliger Permeabilität) durch den Organismus, beziehungsweise das Organ, hindurchgehen können; seine Turgescenz würde er in diesen beiden Fällen bewahren können, seine Säftezusammensetzung nur, wenn bloß ein Wasserstrom durch ihn hindurchgeht.

In welchen der genannten vier Fälle nun ist ohne weiteres, d. h. ohne daß es einer Regulation bedarf, Säftezusammensetzung und Turgescenz des Organismus oder Organs in jedem Falle, d. h. bei jedem Wechsel des Mediums gewährleistet? Offenbar, wie schon angedeutet, nur

1. bei Fall 1, der absoluten Impermeabilität für alles;

2. bei Fall 4, falls (zweimal einseitige) Semipermeabilität, d. h. die Durchlässigkeit nur für Wasser besteht, so daß ein Wasserstrom in einseitiger Richtung möglich ist.

Der erste dieser Fälle ist bei der menschlichen Haut, der Haut (einschließlich der Kiemen) der Knochenfische und noch in einigen anderen Fällen verwirklicht: der zweite für die Haut der Frösche und die Kiemen der Knorpelfische, bei denen eine besondere Einrichtung zur Unterhaltung eines dauernden Wasserstromes besteht.

Das alles aber ist bloßes Angepaßtsein.

(Kommt es nur auf ein Durchlassen von Wasser und Gelöstem [aber nicht auf Erhaltung von Turgescenz und Säfteerhaltung], überhaupt an, so genügt natürlich auch die Fähigkeit zu völliger Permeabilität im Sinne bloßen Angepaßtseins diesem Ziele; doch soll dieser Fall uns nicht beschäftigen.)

Ist Fall 2 oder 3, d. h. absolute Permeabilität oder Semipermeabilität, oder aber Fall 4 im Sinne des einseitigen Lösungs- (nicht Wasser-)stroms verwirklicht, so muß, auf daß Turgescenz und Säftezusammensetzung erhalten bleiben, noch etwas anderes verwirklicht sein, und zwar im Sinne einer Möglichkeit der Regulation, der echten Anpassung. Mit anderen Worten, es muß das, was die Fälle 2, 3 und (zum Teil) 4 ausdrücken, zwar geschehen können, aber nicht geschehen müssen. Wir untersuchen die Sachlage nur

unter der Voraussetzung, daß es sich um semipermeable Oberflächen handle (Fall 3).

Es sind hier aber die folgenden Fälle von Anpassung denkbar und, wie es scheint, auch verwirklicht:

Erstens: Die Säfte des Organismus oder Organs regulieren ihren osmotischen Druck rein physikalisch durch Ionisierung (falls das Medium hypertonisch ist), oder durch Zusammentreten von Ionen zu Molekülen (falls das Medium hypotonisch ist). Durch das erste wird ein Schrumpfen vermieden, durch das zweite ein Platzen.

Zweitens: Die Säfte des Organismus fällen gelöste Stoffe in fester Form aus im hypotonischen und lösen feste Stoffe im hypertonischen Medium; die Wirkung ist die des ersten Falles.

Drittens: Die Oberfläche des Organismus oder des Organs ändern ihre Durchlässigkeit für alle oder für einige der gelösten Bestandteile des Mediums, jeweils bis zur Erreichung normaler Turgescenz.

In den beiden ersten Fällen bleibt die Zusammensetzung der Säfte des Organismus ohne weiteres grundsätzlich gewahrt, d. h. sie bleibt dieselbe, die sie vor der Regulation war, der ganze Vorgang betrifft die Säftezusammensetzung überhaupt gar nicht, wenigstens dem eigentlich Chemischen nach.

Im dritten Fall handelt es sich um die Aufgabe echter Semipermeabilität, d. h. einer Permeabilität nur für Wasser, zugunsten einer relativen Permeabilität auch für Gelöstes. Über diesen Fall herrscht noch große Uneinigkeit unter den Forschern im einzelnen. Nach den neuesten Untersuchungen (Fitting) vermindert bei Pflanzenzellen die Plasmahaut ihre spezifische, für jedes Salz verschiedene Permeabilität unter dem Einfluß bestimmter Salze für eben diese bestimmten Salze, wenn es wegen der Hyper- oder Hypotonie des Mediums erforderlich ist, um die Turgescenz normal zu erhalten. Die Tendenz auf Erhaltung der Turgescenz und der normalen Säftezusammensetzung greifen ineinander. Eine Regulation für den Durchtritt des Wassers spielt mit hinein; ohne sie würde auch wohl kaum die Turgescenz auf der normalen Höhe bleiben können. —

Es handelt sich für uns nun um die wichtige Frage, was Anpassung in allen hier geschilderten Fällen bedeutet.

Daß es sich in den Fällen, in welchen durch Ionisierung gelöster Substanzen oder Lösung fester Stoffe (oder durch das Gegenteil) das osmotische Verhältnis zwischen Medium und Saft bewahrt bleibt, um die bloße Folge eines Angepaßtseins handelt, ist klar. Es ist sozusagen ein Osmostat gegeben, ebenso wie bei der Wärmeregulation eine Art von Thermostat gegeben ist. Wenigstens läßt sich grundsätzlich die Sachlage so auffassen. Alles geht rein und einfach im Sinne physikalischer Chemie vor sich, geradeso wie etwa der Transport der Nahrungsstoffe nach den Verbrauchsorten,

Schwieriger liegen die Dinge im dritten Fall, d. h. da, wo die Durchlässigkeit als solche geändert wird. Aber auch hier kann eine Einrichtung gedacht werden, welche, für jeden gelösten Stoff besonders, das Verhältnis zwischen seiner Innen- und seiner Außenkonzentration gleichsam durch das Öffnen und Schließen eines Ventils konstant erhält. Lägen die Dinge so, dann wäre die Anpassung durchaus primär, ja, sie wäre die deutliche Folge eines Angepaßtseins. Wir wissen zwar im eigentlichen Sinne nichts von den „Einrichtungen", die hier in Frage kommen müßten, aber sie sind denkbar, und nur darauf soll es hier ankommen.

Wenn wir, etwa für eine Pflanzenzelle, annehmen, es seien in ihrer Plasmahaut verschiedene bestimmt lokalisierte Einrichtungen für osmotische Regulation vorhanden, so würde also die Eigenfunktion dieser Zellteile primär-regulatorischen Charakter haben; ihr harmonisches Funktionieren aber, in erster Linie die Turgescenz der Zelle als eines Ganzen, würde wegen ihrer primär-regulatorischen Eigenfunktion ebenfalls regulierbar sein.

Das Bestehen angepaßter, primär-regulatorisch wirkender „Einrichtungen" an Zellen mit regulabler Durchlässigkeit ist freilich durchaus nicht erwiesen. Man darf also auch das in der Durchlässigkeit zutage tretende Regulationsgetriebe vitalistisch auffassen (obschon auch das Nichtbestehen maschineller Einrichtungen hier nicht aus der bloßen Sachlage selbst heraus, wie bei der Embryogenese, zu beweisen ist)[7]). Auch dann würde es sich um primäre Regulationen handeln: der die Durchlässigkeit im „Normalen" lenkende Faktor wäre ein solcher, daß er auch Störungen von seiten des Mediums regulatorisch gerecht werden kann.

d) Morphologische Anpassungen.

Morphologische Anpassungen kommen auch durch Eigenfunktionen von Zellen oder Zellteilen, d. h. durch ihren Stoff- und Energiewechsel, zustande. Der Unterschied von „rein" physiologischen Funktionseffekten ist nur der, daß die Funktion sich in Form äußert, d. h. in Stoff- und Energiewechselprodukten, welche in irgendwelchem Sinne und aus irgendwelchem Grunde eine Form besitzen, die mehr oder weniger beständig ist.

Die sogenannte Transpiration der Pflanzen, d. h. die Verwandlung von Wasser in Wasserdampf erfolgt an den Oberflächen nach Maßgabe eines fortwährenden Wassernachschubs von den inneren Geweben her. In sehr trockener Luft nun kann, wenigstens wenn der Boden feucht ist, die Transpiration so stark werden, daß ihre harmonische Funktion gestört wird, so daß die Pflanze „welkt"; in

7) Es wird allerdings wahrscheinlich angesichts des Nichtnachgewiesenseins maschineller Einrichtungen, wenn man sich erinnert, daß der erwachsene Organismus aus seiner Ontogenese herstammt, und daß für diese allerdings vitalistische Kausalität erwiesen ist.

sehr feuchter Luft kann sie andererseits so schwach werden, daß der Nachschub von Wasser, damit aber auch weiterwirkend die für die Ernährung notwendige Wasseraufnahme seitens der Wurzeln gestört wird, was ebenfalls eine Störung der harmonischen Funktion des Transpirirens bedeutet.

Die Pflanze vollbringt gegen beide Schäden eine morphologische Anpassung: sie verstärkt oder vermindert die Kutikularbildungen an den oberflächlichen Zellschichten, vermindert oder vermehrt Größe und Zahl der leitenden Gewebszellen u. s. w.

Nun gehört die Bildung von Kutikularsubstanz überhaupt zur Eigenfunktion der Oberflächenzellen. Die Intensität dieser Eigenfunktion ist es also lediglich, die der adaptiven Regulation untersteht: eine deutliche Angepaßtheit mit primär-adaptiver Wirkung. Dasselbe scheint auf den ersten Blick für die morphologische Ausgestaltung der Leitungszellen vorzuliegen. Davon reden wir später unter anderem Gesichtspunkt.

Ähnlich läßt sich die Verstärkung der Festigkeitsgewebe von aufs Land versetzten Wasserpflanzen, ihre Verminderung in unter Wasser gesetzten Landpflanzen auffassen: das Protoplasma der Stützgewebe ist darauf eingerichtet auf bestimmte Intensitäten mechanischer Inanspruchnahme mit Leistungen von bestimmten Intensitäten zu reagieren.

In allen diesen Fällen handelt es sich nicht um den Unterschied eines „Abnormen" von einem „Normalen". Alles ist „normal": unter diesen Umständen im Medium Dieses, unter jenen Jenes; daß den „formativen Reizen" (Herbst) jeweils adaptiv entsprochen werden kann, gehört zur „Normalität" der Pflanze. Der Begriff des Adaptiven freilich wird durch Heranziehung des Begriffes „formativer Reiz" keinen Augenblick beeinträchtigt; im Geschehen liegt zugleich die Adaptation, die eben deshalb primär ist. Freilich gilt das nur für die Abhängigkeit funktioneller Strukturen von formativen Reizen und ich habe früher[8]) ausdrücklich betont, daß notwendige „Mittel" für das bloße Dasein organischer Gebilde nicht mit formativen Reizen, auf die adaptiv reagiert wird, verwechselt werden dürfen; ein bloßes notwendiges Mittel ist z. B. das Licht für die Bildung vieler Blüten.

Dem Ausgeführten entsprechend läßt sich wohl die von Roux so genannte funktionelle Anpassung der Knochen, Muskeln, Sehnen deuten: Angepaßt ist das Vermögen, in Zuordnung zur Intensität gewisser Reize mit Formeffekten reagieren zu können: was unter normalen Verhältnissen die normale Knochenstruktur im Stoffwechsel dauernd neu schafft[9]) und so erhält, das schafft unter

8) Phil. d. Org. I, S. 169 ff.

9) Embryologisch wird die Knochenstruktur bekanntlich nicht durch funktionelle Anpassung, sondern rein evolutiv geschaffen.

abnormen Umständen, z. B. nach Knochenbrüchen, eine für diese Verhältnisse adaptive statische Struktur. Das Vermögen zur Bildung der mechanisch wirkenden Substanzen war eben von vornherein so angepaßt eingerichtet — (sei es maschinal oder vital) — daß jeweils ein adaptiver Vorgang herauskommt.

Viele weitere Fälle ähnlicher primärer Adaptationen lassen sich beibringen. Genannt seien noch: die der Art der Ernährung entsprechende Länge des Darmes bei Froschlarven, die verschiedene Art der Ausbildung des Epithels von Salamanderlarven, je nachdem sie im Mutterleibe oder im Wasser aufwachsen u. s. w. Auch Farbanpassungen gehören wohl hierher. —

(Der Text dieser Studie ist schon vor etwa drei Jahren geschrieben worden. Ich ließ ihn liegen, da mir bekannt war, daß Ungerer mit einer größeren begriffsanalytischen Arbeit über Die Regulationen der Pflanzen (Roux' Vorträge zur Entw. Mech., Heft 22, 1919) hervortreten würde. Nachdem ich durch die Freundlichkeit des Verfassers die Korrekturbogen seiner Arbeit lesen konnte, bemerke ich zu allem Vorstehenden, das ich absichtlich unverändert ließ, dieses:

Ungerer hat den von mir im Jahre 1894 in der Analytischen Theorie eingeführten Begriff der Harmonie in sehr scharfsinniger Weise weiter ausgebaut. Er faßt den Begriff weiter als ich. „Alle ganzheitserhaltenden Vorgänge am Organismus, die unter „normalen" äußeren und inneren Bedingungen verlaufen, sollen harmonisch heißen, das einzelne telokline Geschehen eine Harmonie." Neben den Harmonien stehen die auf Störungen hin erfolgenden Regulationen; diese sind „Ganzheitswiederherstellungen", die Harmonien „Ganzheitserhaltungen", „Ganzheitsherstellungen". Echt amphibische Pflanzen z. B. zeigen in ihren respektiven Umgestaltungen Harmonien, Landpflanzen, die, abnormerweise unter Wasser gesetzt, dort weiter leben, Regulationen, bezw. Adaptationen (l. c. S. 56).

Es ist klar, daß Ungerer alles, was im Text primäre Anpassung auf Grund von Angepaßtheit heißt, Harmonie nennen würde. Mir selbst sagt die Ungerer'sche Terminologie sehr zu (man lese bei ihm zu dieser Frage zumal S. 71 ff.) Von meinen Adaptationen würden bei ihrer Annahme nur die sekundären als „Adaptationen" übrig bleiben.

Wer die Schriften von uns beiden kannte, wird übrigens, wie schon angedeutet, bemerken, daß wir das eigentliche Grundwort Harmonie in verschiedener Weise einführen. Bei mir (s. Phil. d. Org. I, S. 107 ff.) bezeichnet es gewisse sehr allgemeine Sachverhalte, bei Ungerer bezeichnet es konkrete Vorgänge im Rahmen jener Sachverhalte. Auch entspricht Ungerer's allgemeine Darstellung in Sachen der Ganzheitslehre meinem jetzigen philosophischen Standpunkte besser als meine eigene Darstellung von 1909 oder gar 1894. Denn Ungerer hat meine Ordnungslehre (1912) und

anderes von mir mit sehr tief dringendem Verständnis benutzt, und ich mußte sie 1909 erst noch schreiben.)

3. Sekundäre Anpassungen.

Wir haben bis jetzt nur solche Vorgänge betrachtet, welche, wie die Stoffdurchgänge durch die Niere, entweder der reine Ausdruck eines Angepaßtseins waren ohne überhaupt einen eigentlich adaptiven Zug zu besitzen, oder aber primäre Anpassungen darstellten, die sich unschwer auf Angepaßtheiten zurückführen ließen. Gewisse besondere Schwierigkeiten der Sachlage ließen wir dabei absichtlich einstweilen außer acht.

Es stehen nun aber neben den primären Anpassungen die sekundären, welche nicht bloße Variationen des normalen Eigenfunktionierens sind. Wie stehen sie zum Begriff der harmonischen Angepaßtheit?

a) Die Abwehrfermente.

Unter den rein physiologischen Geschehnissen gehört zumal die Bildung der von Abderhalden so genannten „Abwehrfermente“ hierher. In engster Zuordnung zu spezifischen organischen „Giften“, zu denen auch jedes artfremde Eiweiß gehört, kann der Organismus Stoffe, wohl meist Fermente, bilden, welche die fremden, das Funktionsgetriebe schädigenden Stoffe ausfällen oder sie in anderer Weise ihrer Wirkung berauben.

Auch wenn Pilze in „elektiver“ Weise abnorm dargebotene organische Nährstoffe für ihren Stoffwechsel verwerten können, müssen sie wohl außerhalb der Bahnen ihres normalen Funktionierens tätig gewesen sein, und auch wenn es sich bestätigen sollte — (die Ansichten weichen zurzeit voneinander ab) —, daß erwachsene Hunde, die wieder ausschließlich mit Milch gefüttert werden, wieder Lactase bilden, würde eine wenigstens relativ-sekundäre Adaptation vorliegen.

Dagegen gehört nicht hierher das wunderbare harmonische Ineinandergreifen aller einzelnen normalen Verdauungssekrete, wie es in neuester Zeit von Pawlow und seinen Nachfolgern entdeckt worden ist. Das ist nicht einmal primäre Adaptation, sondern nur Angepaßtheit: die Eigenfunktion jedes einzelnen Teiles des Verdauungsapparates ist so geartet, daß sie zugleich harmonisch funktioniert mit Rücksicht auf die Ermöglichung der Eigenfunktion der anderen Teile.

b) Morphologische Anpassungen.

Unter den morphologisch ausgeprägten Adaptivregulationen gehört eine große Menge hierher, ist aber schwer von solchen Regulationen, welche die gestörte Form als Form wiederherstellen, also von Restitutionen, zu scheiden.

Besonders wichtig sind die Ermittlungen Vöchting's[10]): Er zwang Knollen von Pflanzen, abnormerweise Bestandteile des Stengels zu werden, und er zwang, andererseits, Teile des Stengels oder den Blattstiel, abnormerweise Knollen zu bilden. In beiden Fällen bildeten sich Gewebsformen zumal Leitungsgewebe und mechanische Gewebe im ersten, Speicherungsgewebe im zweiten Fall —, welche im normalen Verlauf der Dinge von eben den Teilen, die sie jetzt bildeten, nicht gebildet worden wären.

Die Zellen, welche hier Ausgang der adaptiven Bildungen geworden sind, müssen zunächst einmal die prospektiven Potenzen, d. h. die Bildungsmöglichkeiten, gehabt haben für das, was sie leisteten. Sie müssen zweitens die Fähigkeit gehabt haben auf bestimmte Reize hin jeweils so zu antworten, wie sie es in jedem Falle taten. Das ist selbstverständlich. Es fragt sich nur, was es bedeutet.

In erster Linie aber fragt es sich: Was ist hier eigentlich der „Reiz"? Ist es da, wo die Knolle, weil sie Teil des Stengels geworden ist, abnormerweise Leitungsgewebe bildet, das Vorhandensein des Säftestromes, der gleichsam „weiter will"? Ist es da, wo der Stengel abnormerweise Speicherungsgewebe bildet, das Vorhandensein der Stoffe, die sonst in den normalen Knollen gespeichert werden?

Es scheint auf den ersten Blick so zu sein, und wir wollen es einstweilen annehmen, abgesehen davon freilich, daß, wie gesagt, die Adaptivleistung mit einer Restitutionsleistung sich paart[11]). Die Zellen, welche die Adaptation leisten, würden, wenn es so wäre, das Vermögen besitzen, auf das durch den Versuch neu geschaffene Funktionsgetriebe, also auf das Dasein des abnormen Säftestroms oder auf das Dasein zu speichernden Stoffe hin, so zu antworten, daß sie ihre Eigenfunktion derart ändern, daß ihre Beteiligung an der Neuordnung des gesamten Funktionsgetriebes möglich ist, wobei diese Änderung der Eigenfunktion morphologische Ausprägung gewinnt.

Ist das nun wirklich „sekundäre" Anpassung, d. h. Anpassung, die nicht in den Rahmen der normalen Funktionsfaktoren fällt? Oder ist es etwa doch „primäre" Anpassung (nach Ungerer also Harmonie), die weiterhin auf Angepaßtsein, wenn auch nur mit Rücksicht auf ein „Vermögen" zurückgeht?

Die Antwort muß hier wohl lauten wie folgt:

10) H. Vöchting, Zur Physiologie der Knollengewächse, Jahrb. wiss. Bot. 34, 1899; s. a. H. Winkler, Über die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel, ebenda 45, 1907, und S. Simon, Exp. Unt. über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen, ebenda 45, 1908.

11) Vöchting hat die Bildung von Speicherungszellen im Stamm auch gesehen, wenn keine Stärke, die gespeichert werden sollte, vorhanden war.

Die Anpassung ist insofern sekundär, als sie eine Leistung zeitigt, welche im normalen Verlauf der Dinge nie gezeitigt worden wäre. Sie ist aber trotz allem primär, insofern eben das „Vermögen" der sich betätigenden Zellen offenbar gegeben sein muß — werde es vitalistisch oder als Einrichtung gedacht.

Legt man den Nachdruck auf das zweite, auf das Gegebensein des Vermögens, so gibt es nun freilich ganz offenbar überhaupt keine „sekundären" Regulationen? Denn ohne „Vermögen" dazu geschieht überhaupt nichts. Ist doch auch eine gänzlich atypische Regeneration insofern nicht eine sekundäre Regulation, als sie auf dem „Vermögen" des Reagierenden ruht.

Man verzichtet aber, meine ich, auf ein trotz allem wertvolles Begriffspaar, wenn man in dieser Weise den Begriff der sekundären Regulation ganz streicht, bloß weil auch jede sekundäre Regulation auf vorhandenen Potenzen ruht.

Es bleibt der Unterschied zwischen dem „sich im normalen Verlauf betätigen" und dem „sich nicht im normalen Verlauf betätigen", wo „normaler Verlauf" heißt: normale Ontogenese und normale Variationsbreite des Mediums, und wobei „Medium" für jede Zelle auch die Gesamtheit aller anderen Zellen einschließlich ihres Funktionsgetriebes ist. Und legt man nun auf diesen Unterschied Gewicht, so bleibt auch der Unterschied zwischen primären und sekundären Regulationen und insonderheit Adaptationen. Er mag gelegentlich schwankend sein, aber er bleibt für die meisten Fälle deutlich bestehen: wie denn z. B. im Gebiet des rein physiologisch-adaptiven die Anpassung an „Gifte" deutlich sekundär-adaptiv bleibt, während man im Bereich der oben erörterten Durchlässigkeitsadaptationen gelegentlich schwanken möchte, ob die „normale Variationsbreite des Mediums" noch gewahrt oder überschritten ist.

Wir halten also den Begriff der sekundären Adaptation aufrecht, obwohl auch sie auf gegebenen Potenzen und insofern auf Angepaßtheit geradezu logisch beruhen muß.

Das Problem des Vitalismus aber, das wir hier kurz in die Frage kleiden können: „Sind die Potenzen ‚Einrichtungen' oder nicht"?, soll an dieser Stelle unberührt bleiben. —

4. Die drei möglichen Wege aller Anpassung.

Es soll jetzt die Gesamtheit der Adaptationen unter einem neuen Gesichtspunkt betrachtet werden.

Wir werfen die Frage auf: Wie kann überhaupt grundsätzlich eine Anpassung an ein durch Änderungen des Mediums bewirktes Funktionsgetriebe erfolgen, wo doch das bestehende Funktionsgetriebe durch die Änderung des Mediums zunächst jedenfalls einmal gestört ist?

Offenbar kann die Zuordnung der Adaptation zur ursprünglichen Störung von dreierlei Art sein[12]):

Erstens: Die störende Ursache wird als Ursache beseitigt.

Zweitens: Die störende Ursache wird in ihrer Wirkung gehemmt.

Drittens: Die durch die störende Ursache gesetzte Störungswirkung wird durch eine Gegenwirkung ausgeglichen.

Der erste Fall liegt wohl nur bei der sogenannten Antikörperbildung vor: die „Gifte" werden als Gifte beseitigt.

Der zweite Fall liegt vor bei allen Durchlässigkeitsadaptationen, Transpirationsadaptationen u. s. f. Die geänderte störende Ursächlichkeit des Salzgehaltes des Mediums, des Wassergehaltes der Luft bleibt bestehen, kann sich aber nicht mehr schädigend äußern.

Der dritte Fall liegt vor bei den morphologischen Gewebsadaptationen, die Vöchting und seine Nachfolger entdeckt haben. Die störende Ursache hat ihre Wirkung getan, und diese Wirkung bleibt auch bestehen; aber es geschieht etwas, was trotzdem das harmonische Funktionsgetriebe herstellt: Speicherzellen sind fort, der Säftestrom ist gestört, d. h. gesättigt mit Produkten, welche der Speicherung bedürfen; es bilden sich Speicherzellen.

5. Reizort und Anpassungsort.

Selbstverständlich ist, daß nur adaptiv (und ebenso restitutiv) reagieren kann, was einen Reiz zum Reagieren empfing. Aber der Reiz, welcher das Reagierende trifft und zur Reaktion veranlaßt, braucht nicht die erste Veränderung zu sein, welche von derjenigen Änderung des Mediums, welche überhaupt die Anpassung bedingte, am Organismus gesetzt worden ist. Wir nennen primären Reiz die als erste von der Änderung des Mediums gesetzte Veränderung am Organismus; den das eigentlich Reagierende treffenden Reiz nennen wir Endreiz; zwischen primärem Reiz und Endreiz besteht eine Reizvermittlung[13]).

Primärer Reiz und Endreiz haben eine jeweils bestimmte Örtlichkeit; beide Örtlichkeiten können zusammenfallen, alsdann fallen auch primärer Reiz und Endreiz zusammen. Das wird z. B. der Fall sein, wenn Adaptationen isolierter Zellen mit Rücksicht auf ihre Durchlässigkeit in Frage kommen, obwohl auch hier verschiedene Teile der Zelle für primären Reiz und Endreiz (nebst Reaktion) in Frage kommen mögen.

Im allgemeinen wird folgender Sachverhalt verwirklicht sein:

Eine Änderung des Mediums, im weitesten Sinne des Wortes, stört eine harmonische Funktion, d. h. eine Wirkung irgendeines

12) s. Organische Regulationen S. 127f. Die dort gegebene Analyse ist hier schärfer gefaßt.

13) s. Organische Regulationen B, Kapitel III u. IV.

eigenfunktionierenden Teiles. Die Störung wird berichtigt in irgendeiner der drei möglichen im vorigen Abschnitt aufgezählten Formen. Das kann offenbar jeweils in zwei verschiedenen Formen geschehen:

entweder so, daß eben die Eigenfunktion des Teiles, welcher jetzt sozusagen „falsch", d. h. mit Rücksicht auf das harmonische Ganze falsch, funktioniert, abgeändert wird,

oder so, daß irgendwo anders eine Eigenfunktionsänderung eintritt, welche die Wirkungen jenes jetzt „falsch" funktionierenden Teiles aufhebt.

Im ersten Fall, der z. B. bei adaptiven Durchlässigkeitsänderungen von Oberflächen und wohl auch bei funktioneller Anpassung an mechanische Inanspruchnahme verwirklicht ist, wird meist primärer Reiz, Endreiz und Reaktion zusammenfallen. Im zweiten Fall wird das nicht der Fall sein, wie denn z. B. bei zu starker Transpiration in sehr trockener Luft die jetzt im harmonischen Sinne „falschen" Funktionen des inneren Flüssigkeitstransportes ungestört weiter laufen, ihre die Harmonie schädigenden Wirkungen aber dadurch berichtigt werden, daß die Oberflächen der Pflanze eine stärkere Cuticula bilden.

Beide Fälle kombinieren sich mit den drei im vorigen Abschnitt unter anderem Gesichtspunkt gewonnenen möglichen Adaptationsmannigfaltigkeiten, so daß, wer will, hier sechs verschiedene Fälle des Adaptationsgetriebes unterscheiden mag.

Wenn eine Störung des harmonischen Funktionsgetriebes dadurch kompensiert wird, daß die jetzt „falsche" Eigenfunktion des eigentlich bedeutsamsten Teiles ruhig weiter läuft, ihre schädliche Wirkung aber durch Eigenfunktionsänderung eines anderen Teiles kompensiert wird, so liegt es eben in der allgemeinen Konstellations- und Funktionalharmonie des Organismus begründet, daß auf diese Weise Abhilfe geschaffen werden kann: Oberflächen reagieren nun einmal auf eine gewisse Stärke des Transpirationsstromes mit Cuticulabildung, das ist ihre „Potenz", ihr „Vermögen", und wegen der Konstellation des Ganzen bedeutet dieses Vermögen ein Angepaßtsein, aus dem primäre Anpassungen („Harmonien" nach Ungerer) fließen.

Bei der Bildung der Abwehrfermente („Antikörper") können auch nur gewisse Teile des Organismus sekundär-adaptiv reagieren; ihre Wirkung schützt aber, wegen der Konstellation des Ganzen, die eigentlich geschädigten Teile, welche selbst nicht reagieren können.

Alle diese Dinge bieten keine besonderen Schwierigkeiten: daß alles letzthin auf das konstellatorisch-harmonische Dasein, sei es (mechanistisch) von Einrichtungen oder (vitalistisch) von Vermögen zurückgeht, ist die wesentlichste Einsicht. Viel bedeutsamer wird die Frage nach dem Ort des primären Reizes, dem Ort des Endreizes und der Reaktion, und der Vermittlung zwischen beiden im

Gebiet der Restitutionslehre. Hierüber sind meine „Organischen Regulationen“ (S. 110 ff.) und meine Schrift „Der Restitutionsreiz“ (1909) zu vergleichen.

6. Der Zustand der die Anpassung leistenden Zellen.

Wir kommen zu den seltsamsten Erscheinungen, welche die Lehre von der Anpassung kennt. Es handelt sich da ganz vornehmlich um morphologische Anpassungen, wenigstens soweit die Sachlage näher erforscht ist.

Nur in seltenen Fällen vermögen sich, bei Tieren sowohl wie bei Pflanzen, histologisch voll ausdifferenzierte Zellen noch zu teilen. Wie wird nun Anpassung geleistet, wenn es dabei auf eine quantitative Zunahme eines Organs ankommt, bei der die Zahl der das Organ zusammensetzenden spezifischen Zellen vermehrt werden soll, ohne daß die vorhandenen ausdifferenzierten Zellen des Organs noch leistungsfähig sind, oder wenn Gewebe gebildet werden sollen, die an den betreffenden Orten im Normalen weder vorhanden sind noch waren?

Da bilden, so heißt es, „indifferente“ oder „embryonale“ Zellen den Ausgang des adaptiven Geschehens. Entweder sie sind von vorneherein da, wie z. B. im Cambiun der Pflanzen, oder sie werden durch eine Art Rückbildung seitens schon ein wenig differenzierter, aber noch teilungsfähiger Zellen, wie z. B. der sogenannten Parenchymzellen, erst gebildet, ein Vorgang, der einigermaßen an die Furchung des Eies erinnert. Winkler[14]) hat bei seinen Untersuchungen, in denen er Blattstiele zwang, die Organisation eines Stengels, also einer Hauptachse, anzunehmen, solche Fälle in besonderer Deutlichkeit aufgedeckt, ebenso Vöchting und Simon; sie kommen aber bei fast allen morphologischen Anpassungen, auch im Tierreich, vor; auch z. B. da, wo, ohne daß Teile entnommen worden wären, Anpassungen der Leitungs- und der mechanischen Gewebe an neue Erfordernisse der Transpiration oder der mechanischen Beanspruchung in Frage stehen.

Die „indifferente“ Zelle, sei sie vorhanden gewesen oder erst neu gebildet, hat hier eine ungeheuer reiche prospektive Potenz, d. h. sie „kann“ alles im Rahmen der Organisation der betreffenden Art nur irgendwie Erdenkbare leisten: sie kann zu jeder beliebigen Art von einzelner Gewebezelle werden, zu Holz-, Bast-, Leitungsfaser, sie kann aber auch zu einem ganzen Vegetationspunkt werden, d. h. einen ganzen Sproß oder eine ganze Wurzel aus sich hervorgehen lassen. Ihr letztgenanntes Vermögen geht die restitutiven Leistungen des Organismus an und kommt für unsere Betrachtungen, die sich ja nur mit Anpassungen beschäftigen, nicht in Frage. Um so mehr kommt für unsere Untersuchungen das Vermögen „in-

14) s. o. S. 444, Anm. 10.

differenter" Zellen in Frage, zu Einzelgebilden jeder erdenkbaren Art im Dienste morphologischer Anpassung sich auszugestalten.

Das eigentlich Seltsame bei diesen Geschehnissen ist zunächst einmal dieses: Es handelt sich ausgesprochenermaßen um eine Anpassung zugunsten eines neuen Funktionsvermögens, das eben durch die gestörte Harmonie des Ganzen benötigt ist. Aber um eigentliche „funktionelle Anpassung" im Sinne Roux' handelt es sich doch nicht. Bei dieser wird schon Funktionierendes durch sein erhöhtes Funktionieren zu noch besserem Funktionieren in seiner Ausbildung gesteigert: schon funktionierende Zellen vergrößern sich (Hypertrophie) oder teilen sich (Hyperplasie). Aber in den Fällen, an welche wir denken, wird gar nicht „schon" funktioniert; ja, auch bei vielem, was kurzerhand „funktionelle Anpassung" genannt wird, beteiligen sich Zellen, welche nicht „schon" funktionieren, sondern „indifferent" sind, so daß sich also auch ein gutes Teil von dem, was unter dem Titel einer funktionellen Anpassung im Roux'schen Sinne geht, unserm Probleme eingliedert. Die eigentlich echte funktionelle Anpassung, an der sich nur bereits funktionierende Zellen beteiligen, ist sogar wahrscheinlich sehr selten.

Wo indifferente Zellen, ob schon vorhanden oder neu gebildet, zu morphologischen Anpassungen dienen, da geschieht also nicht etwas durch Funktion für „bessere" Funktion, sondern da geschieht nur etwas für Funktion. Und es kann, je nach Umständen, an einer beliebig herausgegriffenen indifferenten Zelle das Allerverschiedenste für künftiges Funktionieren geschehen[15]).

Die prospektive Potenz einer indifferenten Adaptionszelle ist außerordentlich reich. Aber doch in ganz anderem Sinne, als etwa die Potenz echter embryonaler Zellen sehr reich ist: Die Gesamtheit echt embryonaler Zellen, z. B. der Blastulazellen des Seeigelkeims, bildet bekanntlich ein „harmonisch-äquipotentielles System": jede Teilgesamtheit dieser Zellen, wie sie durch das Experiment in beliebiger Weise hergestellt ist, kann „das Ganze" durch Zusammenwirken der Teile leisten, woraus, angesichts der Beliebigkeit der Operation, folgt, daß „Jedes jedes Einzelne kann" und mit jedem Anderen zusammen in Harmonie arbeitet — daher eben der Name „harmonisch-äquipotential". Bei adaptiven Zellen mit reicher Potenz kommt nicht das Formganze als solches in Frage, sondern eben die Anpassung an neu geschaffene Umstände des Funktionierens. Da besteht ein ganz besonderer „formativer", d. h. zu spezifischer morphologischer Ausbildung führender, Reiz für jede einzelne Zelle, ein Reiz, der sich aus der durch das gestörte Funktionsgetriebe geschaffenen Sachlage in jedem Falle ergibt.

15) Zuerst aufgerollt ist dieses Problem Phil. d. Organ. I, S. 183 f.

Was ist nun der „Reiz“ in jedem Falle, und was ist der letzte Grund dafür, daß jedem in Frage kommenden Reiz seitens der indifferenten Zelle adaptiv entsprochen werden kann?

Es ist, wie oben gesagt wurde, bei allen morphologischen Adaptationen, bei denen die gestörte Funktion und die Adaptation an sie durch Entnahme von Teilen hervorgerufen wurde, wie also z. B. in den Versuchen Vöchting's und Winkler's, restitutives Geschehen eng mit adaptivem verwoben. Aber es ist eben doch auch adaptiv-morphologisches Geschehen da. Soweit nun dieses da ist, geht es nicht an, wie es für die eigentliche Embryogenese notwendig ist, einer formbildenden Entelechie, als einer sozusagen intensiven Mannigfaltigkeit, in Ermangelung nachweisbarer formativer Einzelursachen alles aufzubürden. Das „System“ indifferenter Zellen, was bald in diesem, bald in jenem Sinne Adaptation leistet, ist also nicht ein harmonisch-äquipotentielles System im Sinne der Embryologie[16]) und der echten Umdifferenzierungsrestitutionen. „Harmonisch“ ist gewiß auch alles, was adaptiv geschieht, aber doch ganz anders: auf das harmonische Ineinandergreifen der Funktionen kommt es an, nicht darauf, daß „Form“ der Ganzheit da sei.

Es muß also von einzelnen Funktionsänderungen als von einzelnen Reizen geredet werden. Aber wie das?

Wasser und Nahrungsstoffe sollen geleitet werden, Festigkeit soll erzielt werden, Stoffe sollen gespeichert werden. Und es geschieht; die „indifferenten“ Zellen machen, daß es geschehen kann. Ja, sie bilden sich wohl gar erst aus einer halbdifferenzierten Zelle, um alsdann zu machen, daß es geschehen kann. Und die eine indifferente Zelle formt sich so, die andere formt sich anders, obwohl jede sich nach jeder der überhaupt möglichen Richtungen hin formen könnte.

Handelt es sich, wie z. B. in den Versuchen von Kohl[17]), nur darum, daß je nach dem Feuchtigkeitsgrad des Mediums neue leitende und mechanische Gewebe, ja, wohl gar von normalerweise nicht vorkommender Art[18]), gebildet werden, so liegt die Sache noch relativ einfach. Hier darf hypothetisch gesagt werden, daß

16) Ein echtes harmonisch-äquipotentielles System auf botanischem Gebiet hat K. Linsbauer nachgewiesen (Denkschr. Ak. Wien 93, 1915, S. 108): Sproßvegetationspunkte gestalten sich nach Quer- oder Längsoperationen in echt harmonisch-äquipotentieller Weise um (Wurzelvegetationspunkte dagegen „regenerieren“ sich nach Verletzungen, d. h. sie ersetzen das fehlende durch Sprossung). Das neue Plerom entsteht bei dieser „morphollaktischen“ Umgestaltung (T. H. Morgan) aus inneren Schichten des Periblems. Nur der äußerste Teil des Urmeristems ist der harmonischen Regulation fähig.

17) Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. 1886. Weiteres bei Ungerer l. c. S. 190ff.

18) z. B. Sklerenchym in den Versuchen von Kohl, sogenanntes Aerenchym bei den Wasserformen der Jussiaia.

es sich um formative Reize[19]) handele, welche auf bestimmte Einrichtungen der gereizten Zellen auslösend wirken, die dann eben mit „Mechanomorphosen", „Hydromorphosen" u. s. w. reagieren. Das Ganze wird zu primärer Anpassung auf Grund von Angepaßtheit. Das ist grundsätzlich denkbar, wenn es auch eine starke Zumutung ist, bloß quantitative Unterschiede, etwa in der Wasserverteilung, als Reize für qualitative Verschiedenheiten ansehen zu sollen[20]).

Für die Versuche von Winkler und Vöchting, bei denen das Anpassungsgetriebe auf gänzlich abnorme Störungen hin, die mit der Entnahme oder Verlagerung von Teilen verknüpft sind, ins Spiel tritt, liegt aber alles denn doch wesentlich anders, und auch in jenen anderen Fällen bietet die Entstehung normalerweise nicht vorkommender Gewebe denn doch auch eine besondere neue Schwierigkeit für die Hypothese der „Einrichtungen".

Es müßte „Einrichtungen" geben, die sich im normalen Lebenslauf des Organismus nie äußern! Und was für welche? Ganz ungeheuer mannigfaltige in ein und derselben „embryonalen" Zelle.

Und dabei ist die Gesamtheit dessen, was herauskommt, zwar nicht eine eigentliche morphologische Einheit, aber doch ein Ganzes seinem Funktionieren nach. Kann das in lauter Einzelreizwirkungen aufgelöst werden?

Man denkt hier an die Gallen, welche ja auch in ganz seltsamer Weise „Einheiten" sind, freilich nicht, wie die rein morphologischen Ausprägungen, in sich selbst ruhende und auch nicht funktionelle, sondern „fremddienlich-zweckmäßige" (E. Becher).

Über die „Reize", welche Gallen hervorrufen, weiß man nun auch — nichts. Sicher genügt als Reiz nicht ein spezifischer chemischer Stoff. W. Magnus[21]) hat ein destruktives und ein konstruktives Stadium bei der Gallbildung unterschieden und für die Ausbildung des zweiten den dauernden von der Larve ausgehenden Wundreiz, aber auch stoffliche Reize (enzymatische Hemmungen, Antienzyme) verantwortlich gemacht, freilich nicht im Sinne eigentlicher einfacher „Morphosen", sondern durch Vermittlung einer Beeinflussung der allgemeinen Stoffwechselverkettungen. Das sagt wenig und soll auch, wie Magnus offen zugibt, wenig sagen. Küster[22]) ist etwas optimistischer bezüglich der Auflösung der zu den Gallbildungen führenden Ursachen in Faktorenkombinationen; aber Positives kann er auch nicht bringen, und wenn er sagt, daß „aus jedem Gewebe alles werden kann" (l. c. S. 325), so rollt er damit im Grunde eine ungeheure Schwierigkeit auf, die dadurch

19) S. Herbst, Biol. Zentralblatt 15, 1895 und format. Reize in d. tier. Ontogenese, 1901.

20) s. z. B. Simon, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 26, 1908, S. 392 f.

21) Die Entstehung der Pflanzenzellen, Jena 1914.

22) Pathol. Pflanzenanatomie 2. Aufl. 1916, zumal S. 319 ff. u. 354 f.

wenig gemildert wird, daß bei Gallbildung vielleicht gar nicht oder doch nur in sehr seltenen (alsdann phylogenetisch verständlichen?) Fällen artfremde Gewebssorten auftreten sollen, während alles gut Gesicherte sich nur als, nach Größe, Form und innerer Ausgestaltung freilich den Rahmen des Normalen überschreitende, Konstruktionen aus den arteignen Gewebsformen darstellt.

Was weiß man überhaupt (und was „vermutet" man nicht nur) über das Bestehen innerer Reizverkettungen bei Pflanzen, wie sie doch für das Verständnis der sekundären Adaptationen sowohl wie der Gallen anzunehmen wären? Soviel ich sehe, beschränkt sich ein wirklicher Nachweis hier auf eine Ermittlung von Haberlandt[23]): Isolierte Gewebsplatten aus dem Mark der Kartoffelknolle und einige andere Objekte zeigten nur dann Zellteilungen, wenn sie ein Fragment der Leitbündel enthielten; bündelfreie Platten konnten andererseits durch Anlegen bündelhaltiger zu Teilungen gebracht werden.

Man sieht: das Nichtwissen ist groß. —

Das, um was es sich bei der Frage der morphologischen Adaptationen sowohl wie bei der Frage der Gallen handelt, ist doch ganz offenbar die Lokalisation dessen, was geschieht; es ist die Ort- und Zeitfrage, die in den Vordergrund tritt, ebenso, nur in anderer Form, wie bei dem embryologischen Problem, und zwar die Ort- und Zeitfrage mit Rücksicht auf das zur Einheit Beieinandersein von all dem Einzelnen, was da ist. Warum ist Solches jetzt hier, in Verbindung mit jener Gesamtheit des anderen Solchen? — Das ist das Problem.

Eine zum Beweise des Vitalismus führende Diskussion des Sachverhalts, wie sie beim harmonisch-äquipotentiellen System möglich ist[24]), ist nun hier freilich nicht möglich; als außerordentlich unwahrscheinlich darf es aber wohl gelten, daß eine Einrichtung den echten („sekundären") Adaptationen zugrunde liege.

II. Zur Lehre vom Rhythmus.

Alle Formbildungsvorgänge, in der Ontogenese sowohl wie bei Restitutionen, geschehen in vielen einzelnen wohl geordneten Phasen; nicht entsteht der Organismus aus dem Keim durch einen einzigen Werdeakt, gleichsam auf einen Schlag. Auch im Leben des Erwachsenen setzt sich auf gewissen Gebieten des Geschehens diese Rhythmik fort, z. B. bei der Reifung der Sexualprodukte, beim Treiben und Blühen, beim Laubfall der Bäume.

23) Sitz.-Ber. Akad. Berlin Nr. 16, 1913 und Nr. 46, 1914.

24) Vgl. außer meinen früheren Darstellungen meine neue Formung der Theorie der Äquipotentialität in Logische Studien über Entwicklung I und II (Sitz.-Ber. Ak. Wiss. Heidelberg, phil. hist. Kl. 1918 Nr. 3 und 1919), sowie die Anhänge zu meiner Schrift Der Begriff der organischen Form (Abh. z. theor. Biol. herausgeg. von Schaxel Nr. 3).

Klebs[25]) hat in einer Reihe sehr wertvoller Untersuchungen den Nachweis geführt, daß pflanzliche Rhythmik, wie sie sich bei dem eben genannten Treiben und Blühen sowie beim Laubfall der höheren Pflanzen, wie sie sich auch bei der Abfolge der vegetativen und der sexuellen Ausgestaltungen der Pilze und Algen zeigt, von äußeren Bedingungen, unmittelbar oder mittelbar, abhängt, daß sie nicht „immanent" oder „autonom" ist[26]). Jede Phase erscheint als Reaktion auf eine besondere Bedingungskonstellation, und zwar letzthin auf eine Konstellation „innerer Bedingungen", welche aber auf vorangegangene „äußere" Bedingungskonstellationen zurückgeht: „Erblich fixiert ist die spezifische Struktur mit allen ihren zahllosen Potenzen; alles was sich tatsächlich entwickelt, d. h. verwirklicht wird, geschieht unter der notwendigen unmittelbaren oder mittelbaren Einwirkung der Außenwelt" (Biol. Zentr. 37, 413).

Die Rhythmik der Formbildung ist also nach Klebs nicht „erblich fixiert"; sie ist es nach seiner Ansicht nicht nur nicht für die Fälle, für welche er, wie uns scheint, allerdings ihr Nichtfixiertsein experimentell zwingend nachgewiesen hat, für Austreiben und Blühen der höheren Pflanzen, Blattfall der Bäume, Fortpflanzung der Thallophyten, sie ist es nach seiner Ansicht nie: „Es wäre denkbar, daß die Bildung von Wurzel und Sproß oder von Kotyledonen des Embryo auf Grund der in der Eizelle vorbereiteten inneren Bedingungen geschähe. Es würde sich dabei nicht um eine ‚erbliche Fixierung' handeln ... Vielmehr würde es sich um eine gewisse Fixierung der inneren Bedingungen durch die vorbereitende Außenwelt handeln. Der Nachweis würde damit zu liefern sein, daß man durch geeignete Vorbehandlung die Entwicklung des Embryo in andere Bahnen leitet" (l. c. 403).

Hier überträgt, wie man sieht, Klebs seine Auffassung auf ein anderes Gebiet des Formbildungsgeschehens, auf die Ontogenese oder Embryologie im engeren Sinne.

Gewiß, Blühen und Sprossen, Laubfall und Blattaustrieb, Wachsen und Sporenbildung der Algen und Pilze sind auch Formbildungs-

25) Vgl. vor allem: a) Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena 1896; b) Jahrb. wiss. Bot. 35, 1900; c) Willkürliche Entw.-Änderungen bei Pflanzen, Jena 1903; d) Biol. Zentr. 24, 1904; e) Sitz.-Ber. Akad. Heidelberg 1911 und 1913; f) Biol. Zentr. 32, 1912; g) Jahrb. wiss. Bot. 1915; h) Biol. Zentr. 37, 1917.

26) Klebs will bekanntlich den Begriff des „Reizes", wie er in neuerer Zeit namentlich von Pfeffer (Pflanzenphysiologie) und Herbst (Biol. Zentr. 14 und 15) erörtert worden ist, abschaffen und nur gleichwertige äußere Bedingungen gelten lassen. Vgl. hierzu zumal Biol. Zentr. 24, 1904, S. 450, sowie die sehr klare zusammenfassende Darstellung der Klebs'schen Forschungs- und Denkergebnisse von Ungerer (Naturwissenschaften 6, 1918, S. 683). Ich glaube nicht, daß man mit der Lehre von der „Gleichwertigkeit" auskommt, auch dann nicht, wenn man zugibt, daß für den Begriff des Reizes seine Quantität nicht bedeutungslos sei. Man vergleiche in meiner Phil. d. Organ. I, S. 99 ff. Übrigens sind diese Dinge für das, was in diesem Aufsatz erörtert werden soll, ohne unmittelbare Bedeutung.

vorgänge. Aber sie geschehen an solchen Formen, welche ich früher[27]) als offene bezeichnet habe im Gegensatz zu den geschlossenen Formen, wie alle Tiere mit Ausnahme der stockbildenden es sind. Anders gesagt: die soeben genannten Formbildungen betreffen Organismen, insofern sie offene Formen sind — (daß sie nicht nur „offen" sind, werden wir alsbald sehen). Eine offene Form ist nun aber, wie der Name besagt, gar nichts eigentlich zur Einheit geschlossenes, jedenfalls besitzt sie keine klare höchste Einheit. Sie besteht aus Teileinheiten (Blattsprosse, Blühsprosse, Mycelsprosse, Sporangien), und zwar aus Teileinheiten verschiedener Sonderart, und setzt diese in ungeschlossener Weise zu ihrer Übereinheit, die eben deshalb eine offene Übereinheit ist, zusammen. Daß dieses „offene" Zusammensetzen der Teileinheiten zur Übereinheit durchaus von letzthin äußeren Bedingungskonstellationen abhängt, daß hier kein immanenter Rhythmus waltet, das hat Klebs wirklich nachgewiesen.

Aber sind die pflanzlichen Teileinheiten auch „offen" und mit Rücksicht auf die Verwirklichung ihrer Bestandteile durchaus ohne inneren Rhythmus. Klebs meint es, wie gesagt. Es ist klar, daß er damit seinen früheren Untersuchungen gegenüber Neues meint. Das Werden der pflanzlichen Teileinheiten, gehe es von Ei, Spore, Vegetationspunkt oder Adventivzelle aus, galt bisher als eigentliche geschlossene Ontogenese, der Ontogenese der Tiere vergleichbar. Klebs möchte nachweisen, daß auch hier von „immanentem Rhythmus" des Geschehens nicht die Rede sei.

Für die Entwicklung der Prothallien der Farne aus der Spore, meint Klebs, sei ihm ein solcher Nachweis in gewissem Rahmen geglückt. Durch Einwirkung verschiedener Lichtarten und verschiedener Lichtintensität konnte er Wachstum und Zellteilung in den drei Achsen des Raumes geradezu beherrschen in ihrem Auftreten, ebenso die Bildung der Antheridien und Oogonien. Jede Wachstumsform des Prothalliums soll einem bestimmten verwickelten Faktorengleichgewicht entsprechen[28]). Freilich handelt es sich experimentell im Grunde doch nur um ein zeitliches Hinausziehen der einzelnen Bildungsphasen: im roten Licht kam es schließlich doch zur Teilung in der dritten Dimension und zur Archegonienbildung, es dauerte nur sehr lange. Nie werden die einzelnen Phasen der Formbildung miteinander vertauscht.

Das scheint uns wichtig zu sein; doch wollen wir es zunächst nicht weiter erörtern.

Wie nun steht es mit tierischer Formbildung? Da liegen eigentlich nur die Versuche von Herbst vor, denn alle Versuche an Amphibieneiern haben bloß recht unbestimmte Hemmungen durch

27) Phil. d. Org. I, S. 48; dasselbe schon Analyt. Theorie d. org. Entw. 1894, S. 105.

28) Sitz.-Ber. Heidelberg 1916, Nr. 4, 1917 Nr. 3 u. 7.

Einwirkung abnormer Medien erzielt. Herbst hat an Echinodermenkeimen bekanntlich (neben vielem anderen Wichtigen, das uns hier nicht angeht) festgestellt:

1. daß Mangel von Schwefel im Seewasser die Ausbildung der Bilateralität verhindert zugunsten eines radiären Körperbaues der Larven[29]);

2. daß Rhodankalium und buttersaures Natrium bei Asterias die Gastrulation unterdrückt[30]), so daß die Mesenchymbildung abnormerweise an der Blastula erfolgt; freilich liegt die für die Gastrulation bestimmte Zellenplatte in ihr und ist nur nicht ausgewachsen:

3. daß Zusatz von Lithiumsalzen zum Meerwasser die Bilateralität unterdrückt, die Darmzellenzone ungeheuer erweitert und das Auswachsen des Darmes nach außen anstatt nach innen bedingt[31]).

Um eine Umkehr von Formbildungsphasen handelt es sich auch hier nicht. —

Klebs nennt das im letzten Grunde Verantwortliche bei aller Formbildung „spezifische Struktur", ich nenne es „Entelechie". Ich glaube gezeigt zu haben, daß es etwas grundsätzlich Unmaschinelles, also keine „Struktur" ist. Klebs behauptet aber auch nicht etwa, zu wissen, daß seine spezifische Struktur eine „Struktur" sei; die Annahme, daß es sich um eine „Struktur" handle, ist ihm nur eine heuristische Hypothese, welche er aufstellt, da er (zu Unrecht)[32]) meint, der Vitalismus hemme den Fortgang positiver Forschung. Ich meine also, wir können uns trotz allem verständigen. Und so möchte ich denn mit Klebs[33]) die folgende wichtige Frage erörtern:

Muß das für die Formbildung Maßgebende (nach Klebs Struktur, nach mir Entelechie) so gedacht werden, daß es nur den Inbegriff des morphogenetisch Möglichen überhaupt darstellt ohne Rücksicht auf seine Verwirklichung, welche vielmehr in jeder Beziehung, auch mit Rücksicht auf alle Rhythmik, alle Phasen, von außen kommt? Oder muß jenes Maßgebende so gedacht werden, daß es nicht nur Möglichkeitsinbegriff ist, sondern auch wenigstens gewisse auf die Verwirklichung in Phasen gerichtete Kennzeichen an sich trägt?

Nach Klebs ist, ohne Rücksicht auf die Frage des Vitalismus, die erste Frage zu bejahen, die zweite zu verneinen.

29) Arch. Entw. Mech. 17, 1904, S. 317.

30) Arch. Entw. Mech. 2, 1896, S. 482.

31) Zeitschr. wiss. Zool. 55, 1892 und Mitt. Station Neapel 11, 1893.

32) S. hierzu meine Schrift Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft, 2. Aufl., 1911, S. 24.

33) Dieser Aufsatz war geschrieben, ehe der verdiente Forscher einer tückischen Krankheit erlag. So muß ich mich denn jetzt mit ihm unterhalten, wie man sich mit einer fest umschriebenen historischen Persönlichkeit unterhält und muß die Verteidigung seinen Anhängern überlassen.

Konsequent zu Ende gedacht heißt das: Ein Hühnerei müßte auch unter entsprechenden „Bedingungen" gleich nach der Furchung ein Auge bilden können, eine jüngste Pflanze an Stelle der Kotyledonen sofort die Blüte u. s. w., und zwar ohne daß eine deutliche Unterdrückung des normal Dazwischenliegenden von außen statthtat.

Wir kennen nun nichts, was dafür spräche. In Klebs' eigenen Versuchen an Farnprothallien gab es lange Phasenverzögerung, in den Versuchen von Herbst gab es Hemmungen und Modifikationen; aber es gab keine Umkehr, auch keinen eigentlichen Phasenausfall. Aber trotzdem könnte Klebs recht haben.

Ich selbst habe nie gesagt, daß die Entelechie allein für das Zustandekommen der Formbildung genügt: mindestens drei polare Achsen im Protoplasma des Eies nehme ich als materiell gegeben an[34]), auf daß es zu dreidimensional ausgeprägter Formbildung komme. Denn die Entelechie, als ein Unraumhaftes, kann ja doch nicht „dreidimensional" sein. Klebs' „Struktur" könnte das: damit hätte er aber mindestens einen „autonomen" Faktor in seiner Struktur (freilich nicht im Sinne dessen, was dieses Wort für den Vitalisten heißt), welcher ausdrücklich nicht nur auf Formbildungsmöglichkeit, sondern auf die Verwirklichung der Formbildung gerichtet wäre. Aber das Rhythmische, das Phasenhafte ginge auch er nichts an.

Kommt das nun wirklich immer und lediglich von außen?

Wenn es immer und lediglich von außen gesetzt wäre, so würde das heißen, daß „das Maßgebende", um neutral zu sprechen, stets seinerseits gleichermaßen bereit wäre, jede seiner Möglichkeitsseiten in die Verwirklichung treten zu lassen. Daß tatsächlich, zumal bei Tieren, der feste Rhythmus der Formbildungsabfolgen zum Ausdruck kommt, würde nur an den „Bedingungen" liegen. Diese nun werden ja freilich durch die schon geschehenen Abfolgen für die künftigen produziert; aber der in bestimmten Bedingungen für die folgenden sich äußernde Effekt früherer Abfolgen könnte grundsätzlich als von außen künstlich ersetzbar gedacht werden. Nicht wäre das bloße „Schon getan haben" maßgebend für das folgende Tun oder Reagieren des Maßgebenden.

Hier treffen wir wohl auf den Kernpunkt der Frage, die uns angeht: Ist bloßes Reagierthaben selbst „Bedingung" für folgendes Reagieren? Solche „Bedingung" wäre dann nicht von außen künstlich ersetzbar! Oder etwa doch?

Wir müssen uns zunächst klar machen, daß der Ausdruck „Reagierthaben" noch doppelsinnig ist. Soll gemeint sein, daß das Reagierthaben bloß als überhaupt „reagiert"-haben zum Ausdruck kommt, oder soll gemeint sein, daß das Reagierthaben deshalb selbst

34) Zuerst in Lokalisation morphogenetischer Vorgänge, 1899, S. 45; s. a. Phil. d. Org. I, S. 65 ff.

sozusagen „Bedingung“ für folgendes ist, weil das Reaktionsergebnis da ist? Das letzte habe ich in der „Philosophie des Organischen“ angenommen[35]), in den von keinem beachteten Abschnitten „Die Affektion der Entelechie“ und „Einiges über das Problem der Zeit“.

Bei dieser letzten Annahme sind nun offenbar die durch das Reagiertbaben gesetzten „Bedingungen“ für das Folgende als von außen ersetzbar wenigstens grundsätzlich zu denken. Fassen wir einmal einen besonderen Fall ins Auge: Amputation mit folgender Wiederaufpfropfung des entnommenen Teiles, der aber von einem anderen Individuum stammt. Die bloße Amputation würde hier — (wie, das wird noch zu erörtern sein) — die Entelechie „affizieren“ und zur Neubildung bestimmen; nun ist aber trotz der Entnahme das alte Leistungsergebnis der Entelechie der Wiederaufpfropfung wegen vorhanden, zwar von einem anderen Individuum stammend, und geleistet wird daher, was ohne die Amputation geleistet wäre — nämlich nichts.

Vielleicht erklärt man dieses Beispiel für gekünstelt: es handelte ja in der Tat von „Nicht“affektion und „Nicht“leistung.

Befriedigender erscheint vielleicht die Erwägung, daß doch offenbar alle Restitutionen lehren, wie nur ein bloßes Schongeleistethaben das Verhalten des für die Formbildung „Maßgebenden“ in diesen Fällen sicherlich nicht bestimmt; wäre das der Fall, so gäbe es nämlich überhaupt keine Restitution; denn „Restituieren“ heißt: ein schon geleistet Gewesenes ersetzen, wenn es genommen war.

Aber wie steht es bei der reinen Ontogenese? Besteht für diese vielleicht doch eine immanente Autonomie des Rhythmus? Mit dieser Frage wollen wir uns zuerst beschäftigen, uns vorbehaltend auf das Restitutionsproblem zurückzukommen.

Wir formen uns die folgende Frage: Gesetzt, die Ontogenese habe das Stadium n erreicht, wovon hängt es ab, daß sie zum Stadium $n + 1$ übergeht[36])?

Klebs meint, daß das Maßgebende durch das bis zum Stadium n hin von ihm Geleistete, welches in seinem bloßen Dasein bestimmte „Bedingungen“ darstellt, zu dem Schritt $n + 1$ veranlaßt wird, daß das Daseiende das Maßgebende „affiziere“. Dabei muß also das

35) Bd. II, S. 230ff. und 341ff.

36) In logisch derselben Form tritt das Problem auf erstens bei allen zusammengesetzten Bewegungserscheinungen der Organismen und zweitens bei physiologischen Sekretions- oder, allgemeiner, Stoffwechselleistungen. Der erste Fall führt auf den Begriff des „Kettenreflexes“ und auf die Frage, ob alle Bewegungskombinationen der Organismen auf Kettenreflexe zurückführbar seien oder nicht (s. Philos. d. Organ. II S. 1—125); der zweite ist jüngst für die Verdauungsdrüsen von G. Chr. Hirsch eingehend, aber zunächst ohne Beziehung zum vitalistischen Problem, behandelt worden (Biol. Zentralblatt 38, 1918, S. 41).

Daseiende auf das Maßgebende wirken können, und zwar „normal“ wirken können, auf daß Normales, insonderheit Einheitliches herauskomme. Embryologische teilweise Doppelbildungen (und, auf anderem Gebiet des Geschehens, Doppelrestitutionen, z. B. bei Planaria) würden zeigen, daß das nicht immer der Fall ist. Aber wo es der Fall ist, da stellt das Daseiende eben ganz besondere „Bedingungen“ für das Maßgebende dar. Diese Bedingungen, so könnte man wohl sagen, wären im Falle der Doppelbildungen gleichsam zweimal vorhanden: Das Maßgebende wird hier sozusagen irre geführt durch Verdoppelung oder besser Teilung gewisser Bedingungskomplexe bei Einheitlichkeit anderer Bedingungen, und so kommt es zur Einheitlichkeit etwa der ektodermalen, zur Doppelheit der entodermalen Organe. Alle Bedingungen aber sind als künstlich ersetzbar wenigstens zu denken, und zwar als ganz bestimmte physiko-chemische Bedingungskomplexe. Es kommt nur darauf an, daß ein und dieselbe Bedingungsresultante da ist, gleichgültig nicht nur, ob diese vom normal Gelieferten oder vom künstlich Ersetzten herstammt, sondern gleichgültig auch im Grunde, ob das Ersetzte in allen seinen Einzelheiten dasselbe wie das Normale ist; nur dieselbe Resultante des Ganzen an Bedingungen muß sich ergeben.

Bei solcher Auffassung ist das für normale Ontogenese Notwendige und Hinreichende: erstens das „Maßgebende“ als bloßer Inbegriff der möglichen Reaktionen, sei es als Struktur (Klebs) oder Entelechie gefaßt, und zweitens die allerersten im Ei gegebenen Bedingungen. Alle künftigen Bedingungen werden durch diese Grundfaktoren geschaffen, aber eben durch beide, nicht durch das Eigenwesen des Maßgebenden allein.

Jeder einzelne embryologische Akt stammt also aus einem Affiziertwerden des Maßgebenden durch daseiende Bedingungen, welche freilich aus früheren Leistungen des Maßgebenden resultierten, welche früheren Leistungen ebenso durch daseiende, aus noch früheren Leistungen resultierte Bedingungen hervorgerufen waren und so fort bis zu den Urbedingungen im Ei, welche durch Leistungen des Maßgebenden in der Ontogenese der Mutter geschaffen waren. Da ist wirklich alles „aitionom“, wenigstens insoweit das Verhältnis von Bedingungen zum reagierenden Maßgebenden in Frage kommt: ohne Bedingungen wird nichts verwirklicht, und daß aus der im Maßgebenden gegebenen Fülle des Möglichen nun eben Dieses verwirklicht wird, das hängt nur am Dasein eben dieser und keiner anderen Bedingungen. Nicht also wird das Maßgebende durch sein bloßes „Reagierthaben“ afficiert.

Daß diese Lehre richtig ist, ist sicherlich nicht entschieden. Bedenklich muß erscheinen, daß bis jetzt so wenige über bloße Hemmungen hinausgehende typische Abnormitäten des Entwicklungs-

verlaufs durch künstliche, zumal chemische, Eingriffe erreicht sind. Und auch die partiellen Doppelbildungen nach Zerrungen des Keimes oder die partiellen Doppelrestitutionen nach Zufügung komplizierter Wunden sind ja eben nur Verdoppelungen von Teilen, aber nichts eigentlich Abnormes dem Rhythmus nach. Bedenklich erscheint weiter, daß sehr starke Deformationen von Keimen, durch Pressung unter Platten, Aufsaugung in Kapillaren, Entnahme von Zellen, die Normalität des typischen Entwicklungsverlaufes oft gar nicht stören.

Trotz allem scheint mir die Lehre von Klebs logisch zulässig zu sein; ja, ich gehe soweit zu sagen, daß wir sie hypothetisch zulassen müßten, bis sie geradezu widerlegt wäre; denn sie rettet das Prinzip der eindeutigen Bestimmtheit in hohem Grade. Bei der Lehre von der reinen „Autonomie" des ontogenetischen Rhythmus — (das Wort „Autonomie" immer lediglich im Gegensatz zu Aitionomie, also nicht im vitalistischen Sinne verstanden) — würde noch mehr, als es schon ohnehin der Fall ist, der eigentlichen Wissensmöglichkeit entzogen. Freilich — woher die ersten, die im Ei gelegenen „Bedingungen" kommen, das erfahren wir auch von Klebs nicht.

So scheint denn die Ontogenese zu einem äußerst zusammengesetzten Wechselspiel zwischen „Bedingungen" oder vielmehr Bedingungsresultanten und Antworten seitens des „Maßgebenden" geworden zu sein — ohne das Eingreifen „intraentelechialer Kausalität" [37]).

Aber so einfach erledigt ist die Angelegenheit doch wohl noch nicht, selbst wenn man den Boden der Lehre vom Wechselspiel nicht verläßt.

Wir reden hier von der eigentlichen Embryologie. Nun ist diese ein Sonderfall von Morphogenese, von Formbildung überhaupt. Zur Formbildung überhaupt gehören aber auch alle Restitutionen, die echten Regenerationen zum Beispiel.

Eine aufs letzte gehende Theorie vom Rhythmus muß nun doch wohl auf alle Formbildung gehen, also auch auf die „Bedingungen" für Restitutionen.

Schon oben haben wir die Tatsache der Restitution herangezogen um zu zeigen, daß hier jedenfalls das Maßgebende nicht nur deshalb mit Phase B reagiert, weil es mit Phase A reagiert „hat". Das war ein gewisses Zugeständnis an die Lehre vom Wechselspiel. Jetzt sollen uns die Restitutionen helfen, die Lehre vom Wechselspiel zu vertiefen, d. h. zu zeigen, das sie jedenfalls keine so ganz einfache Angelegenheit ist.

Welches sind denn die „Bedingungen" für irgendeine Restitution, z. B. eine echte Regeneration? Doch wohl nicht das

37) Phil. d. Org. II, S. 234.

im Wege der Formbildung gelieferte Daseiende, sondern gerade das Nichtdaseiende in seiner Spezifizität! Gewiß ist das auch eine „Bedingung", aber keine, die als chemisch-physikalische Bedingung auch nur gedacht werden kann. Kann sie aber nicht so gedacht werden, so könnte auch die „Bedingung" für jede einzelne ontogenetische Leistung zwar als „Bedingung", aber doch nicht als eine solche, die nur in einem „Daseienden" besteht, gedacht werden. Dann würde das Maßgebende also zwar ganz im allgemeinen durch „Bedingungen" zu seiner jeweiligen Leistung affiziert, aber durch daseiende Bedingungen nur der allgemeinen Verwirklichungsmöglichkeit überhaupt nach, durch Nichtdaseiendes als „Bedingung" aber der Qualität seiner Leistung nach. Weil etwas nicht da ist, nämlich der verwirklichte Organismus, deshalb wird es produziert. Die ganze Ontogenese erscheint bei dieser Stellungnahme als Restitution!

Und so kommt denn doch wohl ein „autonomer" Rhythmus wenigstens in gewissem Sinne in Frage, trotz aller „Aitionomie". Nicht zwar, als brauche das Maßgebende gar keine „daseienden" Bedingungen. Es muß Bedingungen z. B. für die Gastrulation vorfinden; aber es „will", wenn der bildliche Ausdruck erlaubt ist, doch jetzt eben die Bedingungen nur gerade für die Gastrulation; es leistet gar nichts (also nicht etwa ein beliebiges Anderes aus dem Bereiche des ihm Möglichen), wenn nicht eben die Gastrulation, als das erste Daseinsollende und Nochnichtdaseiende, geleistet werden kann; es leistet dann nicht etwa irgendeine normal spätere Einzelleistung [38]).

Die Tatsache der Restitutionen von atypischem Ausgange aus läßt gar keine andere Deutung zu als eben diese [39]), daß Nichtvorhandenes im Sinne einer „Bedingung" wirkt; und eben, weil hier keine andere Deutung möglich ist, ist auch eine andere Deutung auf dem Gebiete der echten Ontogenese zum mindesten wenig wahrscheinlich.

(Und jetzt treten die Beweise des Vitalismus auf das Feld, der eine auf die Genese komplex-äquipotentieller Systeme, der andere auf die Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme gegründet. Sie haben mit der Frage nach dem Wechselspiel zwischen Bedingungen und Antworten eines „Maßgebenden" an und für sich gar nichts zu tun; sie lassen diese Lehre (in ihrer großen, soeben von uns dargelegten Kompliziertheit!) unangetastet. Aber sie zeigen: eine „Struktur" kann das „Maßgebende" nicht sein: Eine dreidimensional verschieden typisch gebaute Struktur bleibt nicht ganz.

38) Es spricht natürlich nicht gegen diese Auffassung, wenn scheinbar spätere Einzelleistungen „zu früh" produziert werden deswegen, weil Zwischenleistungen zwar „angelegt", aber von außen unterdrückt sind.

39) Vgl. meinen Vortrag Der Restitutionsreiz, 1909.

wenn sie sich teilt; eine dreidimensionale „Struktur"- und Bedingungskonstellation, die dasselbe leistet, wie im Normalen, wenn man ihr beliebig viele Teile nimmt oder ihre Teile beliebig verlagert, kann keine „Maschine" sein.)

Die sogenannten „Bedingungen" der Formbildung, welche in der Tat auch nach unserer Auffassung einen gewissen aitionomen Zug in alles Formbildungsgeschehen tragen, sind also bloße schlichte Bedingungen, nicht aber etwas, was auf das Sosein des Effektes geht. Sie mögen immerhin für die einzelnen Formbildungsphasen spezifisch verschieden sein. Im normalen Verlaufe werden sie, soweit nicht die allgemeinen Bedingungen des Mediums in Frage kommen, durch den vorangegangenen Verlauf produziert; sie mögen teilweise oder ganz künstlich ersetzbar sein: ohne sie geschieht nichts. Die wesentliche Soseinsbedingung aber dafür, daß jeweils, wenn etwas geschieht, ein Bestimmtes geschieht, ist das Fehlen dieses Bestimmten, wobei die Abfolge der einzelnen Realisationen der Teile des Fehlenden „autonom" in dem zugleich den Inbegriff alles Leistungsmöglichen darstellenden nichtstrukturellen „Maßgebenden", der Entelechie, mit gelegen ist, ohne daß doch „intraentelechiale Kausalität" in Frage käme, ohne daß also bloßes Reagierthaben mit A der volle Grund für das Reagieren mit B wäre. Übrigens könnte auch wohl eine „Struktur" so gedacht werden, daß sie immer nur „das Nächste" leisten kann und, wenn für dieses die „Bedingungen" fehlen, gar nichts leistet.

Einen „autonomen Rhythmus" der Formbildung vertreten wir also, ebenso wie Klebs, nicht in dem Sinne, daß in dem Maßgebenden (seiner „Struktur", unserer „Entelechie") der eine Vorgang den anderen ohne weiteres seinem Sosein und seiner Verwirklichung nach bestimme. Alle organischen Verwirklichungen sind nach uns insofern „aitionom", als sie in bezug auf ihre Verwirklichung von Bedingungen abhängig sind, welche, wenigstens grundsätzlich, als physiko-chemische Bedingungen gedacht werden können.

Aber es gibt noch andere „Bedingungen" für die Leistungen des Maßgebenden, Bedingungen, welche das Sosein des jeweils Einzelnen, was es aus der Fülle seiner Vermögen heraus leistet, betreffen. Diese Bedingungen bestehen in dem Nichtdasein oder Nichtmehrdasein von Etwas. Und mit Rücksicht auf diese Bedingungen besteht nun eine „Autonomie" und „immanente Rhythmik" in dem Sinne, daß jeweils nur ein Einzelnes im Maßgebenden zur Verwirklichung sozusagen reif ist.

Die Tatsachen der Restitution von atypischem Ausgange aus zwingen für dieses beschränkte Feld zu der hier dargelegten Auffassung. Für die tierische Embryogenese und für die eigentliche „Embryologie" der Pflanzen ist sie sehr wahrscheinlich. Für nicht

„geschlossene", sondern „offene" Formenbildung, wie sie im Sprossen, Blühen, Treiben u. s. w. der Pflanzen und in den Fortpflanzungsverhältnissen der Pilze und Algen vorliegt, gilt dagegen, wie im Eingange dieser Studie gesagt ist, unsere Auffassung nicht: hier treten die Soseinsbedingungen, welche ja sozusagen negative Bedingungen (Nicht-dasein!) sind, gegenüber den eigentlichen positiven, den reinen Verwirklichungsbedingungen ganz zurück. Liegt es doch im Wesen der „offenen" Form, daß ihr eine ganz feste Tektonik mit Rücksicht auf das, in bezug auf was sie „offen" ist, mangelt. Die offene Form reagiert auf die Bedingungsresultante a mit A, auf die Bedingungsresultante b mit B; sie tut das (im Rahmen ihres „Offenseins") stets und beliebig oft hintereinander, und auch in umgekehrter Reihenfolge. Die „geschlossene" Form reagiert auch auf a mit A, auf b mit B; aber wenn A geleistet war, reagiert sie nun eben nur auf b (mit B); bleibt die Bedingungsresultante b aus — so reagiert sie auf irgendeine andere Bedingungsresultante gar nicht. Von außen gesetzte Verkümmerungen bestimmter Bildungen dürfen hier natürlich nicht als echtes Ausbleiben gedeutet werden.

Die Phylogenese der Leistungen des zentralen Nervensystems.

Von **Hermann Jordan**, Utrecht.

Die Aufgabe des Zentralnervensystems ist die Verteilung der Erregung auf die Erfolgsorgane. Die Gesetze, welche diese Verteilung beherrschen, sind bei den verschiedenen Tiergruppen sehr verschieden. Sie hängen ab vom Organisationstypus und der Umwelt der Tiere. In nichts äußert sich die Gesamtheit der Organisation auf so deutliche Weise als in den Leistungen des Zentralnervensystems.

Das Zentralnervensystem ist bei dieser seiner Arbeit nicht autonom. Die Verteilung der Erregung hängt nicht nur ab vom Bau und den spezifischen Arbeitsgesetzen des Zentralorgans, sondern auch von folgenden Umständen: 1. Von den äußeren Sinnesorganen, 2. vom Zustande der Erfolgsorgane (zumal der Muskeln), 3. von der Wechselwirkung zwischen niederen und höheren Zentren. Ich habe mir für diesen Aufsatz vorgenommen vornehmlich über die Bedeutung des Zustandes der Erfolgsorgane zu sprechen. Die Bedeutung der übergeordneten Zentra beschäftigt uns nur in zweiter Linie und dann noch größtenteils deshalb, weil wir aus den Leistungen dieser übergeordneten Zentren manches ableiten können, dessen wir für das angedeutete Hauptproblem bedürfen.

Wir können nach ihrem physiologischen Verhalten die Metazoen in zwei Gruppen einteilen: eine niedrige, zu denen vornehmlich

die Coelenteraten, Plattwürmer, Echinodermen, Schnecken, Muscheln und Ascidien gehören, neben einer höheren, zu der ich die Anneliden, Arthropoden und Wirbeltiere rechne.

I. Die Wirbeltiere.

Als Vertreter der „höheren" Gruppe besprechen wir zuerst die Wirbeltiere. Die Invertebraten dieser Gruppe kommen später an die Reihe.

Der Bewegungsapparat der Wirbeltiere zeichnet sich aus durch den festen Antagonismus, in welchem die einzelnen Muskeln und Muskelgruppen zueinander stehen. Die Bewegung der Antagonistenpaare wird geregelt durch das ganz besonders für diesen Antagonismus eingerichtete Nervensystem. Dies gilt sowohl für feste Reflexe, die uns hier ihrer einförmigen Phylogenese wegen nicht interessieren, als für diejenigen Fälle, in denen sich die Muskelerregung zu richten hat nach dem Zustande bestimmter Muskelgruppen. Dieser Fall tritt z. B. ein bei rhythmischen (etwa lokomotorischen) Bewegungen, bei denen die Erregung stets zu denjenigen Muskelgruppen gelangen muß, die gedehnt und daher an der Reihe sind, sich zu verkürzen, während gleichzeitig die Erregung, der Tonus in den Antagonisten vernichtet werden muß. Hierbei wiederum sind es nicht die präformierten zentralen Steuerungen des Erregungsablaufes die uns beschäftigen sollen, sondern der Einfluß, den die in Frage kommenden Muskeln selbst durch ihren Zustand auf diese Steuerung ausüben, mit Hilfe des Muskelsinnes, d. h. also von propriozeptiven Reflexen.

Der Besitz eines außerordentlich feinen Muskelsinnes ist eines der Hauptcharakteristika der Wirbeltierorganisation. Über die Art, wie der Muskelsinn die Bewegung regelt, steuert, sind wir durch Sherrington und Magnus unterrichtet[1]).

Von den zahlreichen Reflexen, von denen jeder einzelne den erwarteten Erfolg zu gewährleisten imstande ist, geben wir hier einige wenige Beispiele.

1. Der nervöse Impuls trifft stets die Muskeln, die sich in gedehntem Zustande befinden und demzufolge an der Reihe sind sich zu verkürzen. Das gilt für zweierlei Erregungen, nämlich für solche Erregung, die durch einen willkürlichen Reiz auf der Haut des Tieres hervorgerufen wird (Magnus), des weiteren für solche, deren Entstehung Reizen zu danken ist, die in antagonistischen (oder gekreuzten) Muskeln „gesetzt" werden und zwar durch ihre Ver-

1) Sherrington, The Integrative Action of the Nervous System, London 1906. On Plastic Tonus and Proprioceptive Reflexes Quart. Journ. exper. Physiol. London Vol. 2. 1909. p. 109; Flexion-reflex of the Limb, Crossed Extension Reflex of the Limb, and Reflex Stepping and Standing. Journ. Physiol. London Vol. 40 p. 28. 1910. — Magnus, R., Zur Regelung der Bewegung durch das Zentralnervensystem. 1—4 Arch. ges. Physiol. Bd. 130. 1909, p. 219, p. 253; Bd. 134. 1910. p. 545, 584

kürzung; dieselbe Verkürzung, durch welche jener Dehnungszustand des in Frage stehenden Muskels hervorgerufen wurde (Sherrington). Wir wollen uns auf den ersten Fall, den Magnus mitteilt, beschränken.

Magnus arbeitet mit dem Schwanze der Rückenmarkskatze. Er faßt l. c. Bd. 130 S. 267 seine Resultate wie folgt zusammen: „Am Schwanze der Rückenmarkskatze läßt sich zeigen, daß bei einer mittleren Lage, bei welcher das Glied weder an seiner Wurzel noch in seinem weiteren Verlauf abgebogen oder gekrümmt ist, ganz regellose Bewegungen auftreten, ohne daß dem Reizort ein eindeutig bestimmender Einfluß zukommt. Sowie aber der Schwanz nach irgendeiner Seite hin abgebogen wird, so tritt an Stelle dieser Regellosigkeit ein einfaches Gesetz: Der Schwanz schlägt immer nach der gedehnten Seite." S. 268 „Die Versuche lassen keine andere Deutung zu, als daß durch die veränderte Lage des Schwanzes eine veränderte Schaltung in den zugehörigen motorischen Zentren des Rückenmarks bewirkt wird. Reizt man z. B. die Schwanzspitze, so kann die durch die sensiblen Bahnen ins Rückenmark einströmende Erregung die verschiedensten Bahnen einschlagen und tut dies auch tatsächlich bei Mittelstellung des Schwanzes. Sowie dieser letztere aber nach einer Seite gekrümmt wird, so erfolgt eine Schaltung, welche die Erregung zwingt, nunmehr von den verschiedenen möglichen Bahnen nur eine einzige einzuschlagen. Die Erregung strömt unter diesen Umständen immer zu den Zentren der Muskeln, welche am stärksten gedehnt sind."

In seiner Mitteilung Nr. 3 (Bd. 134, 1910, S. 545) untersucht Magnus die Mechanik dieser „Schaltung".

Keinerlei Schaltung ist mehr nachzuweisen, sobald die hinteren (dorsalen) Wurzeln der entsprechenden Rückenmarkssegmente durchschnitten sind. Dagegen bleibt sie erhalten, wenn (bei intakten dorsalen Wurzeln) die Haut- oder Gelenksensibilität vernichtet ist (Bein des Rückenmarkhundes S. 572). Die Schaltung wird also ausgelöst durch den afferenten Einfluß der Muskeln selbst, d. h. durch den Muskelsinn. Der Einfluß der Lage und Stellung der Glieder auf die Erregbarkeitsverteilung im Zentralorgan ist ein dauernder (tonischer) (S. 583), während die Auslösung der Bewegung des Agonisten durch die vorhergehende Bewegung des Antagonisten zwar gleichfalls auf einen Muskelsinnesreflex zurückzuführen ist, aber sich nur zu bestimmten Augenblicken geltend macht (Sherrington)[2]).

2) Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß wir nur einzelne Reflexe hier besprechen aus einer ganzen Reihe von Einrichtungen, welche die Regelmäßigkeit des Geschehens etwa bei der Lokomotion sicherstellen. Magnus (1910, S. 579) sagt: „Sherrington (Journ. Physiol. London Vol. 40 p. 28 1910) . . . ist zu dem Schlusse gelangt, daß die Schaltung . . . nur als ein Hilfsmoment in Betracht kommen kann, und daß reine zentrale Vorgänge in Verbindung mit gleichseitigen und gekreuzten propriozeptiven Reflexen die alternierenden Gehbewegungen bedingen."

2. Reflexe die den Tonus beeinflussen (Sherrington, On Plastic Tonus etc. l. c.). Durch Muskelsinnesreflexe kann auch der Tonus in einer Muskelgruppe vernichtet werden. Ein solcher Reflex wird ausgelöst durch den Zug, der auf die betreffenden tonischen Muskeln selbst ausgeübt wird, wobei dieser Muskel zugleich Empfangs- und Erfolgsorgan des Reflexes ist. Der Erfolg dieser Reflexerregung ist eine unmittelbare Beseitigung des tonischen Widerstandes (Streckmuskeln der Säugetierextremitäten).

Aus diesen Ergebnissen läßt sich folgendes Schema ableiten: An sich besteht das Rückenmark aus zahlreichen Bahnen, die der Erregung offenstehen. (Versuch von Magnus mit dem ausgestreckten Katzenschwanz: Die Erregung erreicht die Muskeln nicht auf bestimmten Bahnen.)

Jede Bahn jedoch ist mit einer „Weiche" versehen. Zahlreiche Einrichtungen sorgen dafür, daß durch entsprechende Stellung, der Erregung der richtige Weg (zum gestreckten Muskel im Versuche von Magnus) gewiesen wird; während gleichzeitig der Zugang zu anderen Bahnen versperrt wird. Dies führt nicht nur zur Beschränkung der Wirkung auf bestimmte Muskelgruppen, sondern zur Abblendung oder Vernichtung einer Erregung, die zuvor bestand (Tonusvernichtung Sherrington's). Das Stellen der Weichen wird unter anderem erzielt durch afferente Einflüsse, die vom Muskelsinne ausgehen.

II. Niedere Tiere.

Ganz anders liegen die Dinge bei unserer niedrigsten Tiergruppe. Hier finden wir an Stelle des Rückenmarkes der Vertebraten, d. h. als niedrigstes nervöses Zentralorgan ein Netz von Ganglienzellen und Nervenfasern, das mit den Hautsinnesorganen und den Muskeln in Verbindung steht. Auch solche Netze haben die Aufgabe die Erregung auf die Erfolgsorgane zu verteilen. Allein die Verteilung geschieht auf Grund ganz anderer Gesetze, als bei den Wirbeltieren. Die Erregung die von den Hautsinnesorganen kommend in dieses Netz tritt, verteilt sich in ihm zunächst nach allen Seiten völlig gleichmäßig; sie wird hierbei lediglich beschränkt durch das Gesetz vom „Dekrement". Das bedeutet, daß je weiter entfernt vom Orte der Reizung, desto geringer deren Wirkung ist, soweit man sie durch die Muskelbewegung messen kann. Das bekannteste Beispiel für die Gültigkeit dieses Gesetzes bei einer biologisch wichtigen Reaktion ist der Versuch von Romanes.

Wenn man eine Meduse am Schirmrande reizt, so neigt sich das Manubrium dem Reizorte zu. Dies wird erreicht durch eine Verkürzung derjenigen Längsmuskeln des Manubrium, die dem Reizorte zugekehrt, auf dem kürzesten Wege die Erregung durch die subepithelialen Nervennetze erhalten. Wenn der Reiz, der diesen Reflex auslöst, die Nahrung ist, welche durch die Randtentakeln ge-

fangen wurde, dann ist diese Bewegung des Mundes nach dem Reizorte zu ohne weiteres in seiner Bedeutung verständlich.

In solchen Nervennetzen ist nichts von jenen „Weichen" zu finden, die im Rückenmark der Wirbeltiere „gestellt" oder „blockiert" werden können. Müssen bei manchen Vertretern unserer Gruppe bei bestimmten Reizen ganz bestimmte Muskeln sich bewegen, trotzdem ihre Entfernung vom Reizorte größer ist als bei anderen, dann muß die anatomische Verbindung dieser Muskeln mit den reizaufnehmenden Zellen besonders geartet sein, oder die Reizschwelle dieser Muskeln muß besonders niedrig sein. Aber dann tritt auch bei jeder entsprechenden Reizung stets mit Notwendigkeit nur die eine Reaktion auf, von einer verstellbaren Weiche ist keine Rede[3]). Weder Muskelsinn, noch propriozeptive Reflexe hat man bisher bei Vertretern unserer Gruppe nachweisen können: In einem Leitungssystem ohne Weichen ist kein Platz für Weichensteller. Hierdurch aber ist echter Antagonismus bestimmter Muskelgruppen ausgeschlossen. Nur selten finden wir bei den in Frage stehenden Tieren überhaupt eine Anordnung der Muskeln bei der Muskelpaare rhythmisch alternierend gegeneinander arbeiten. Und wo dies doch der Fall ist, da untersteht dieses Zusammenarbeiten nicht den Gesetzen des echten Antagonismus, d. h. dann regelt der Agonist nicht auf dem Wege der Reflexerregung den Zustand und die Arbeit des Antagonisten. Meist fehlt aber anatomisch schon jegliche Möglichkeit eines Antagonismus, es fehlen in der Regel Hebelgliedmassen und häufig arbeitet eine Muskelgruppe gegen rein elastischen Widerstand (Schirmgallerte der Medusen, Schloßband der Muscheln).

Wie können nun bei solchen Tieren überhaupt rhythmische Bewegungen zustande kommen? Am Arme des Schlangensternes Ophioglypha lacertosa, also einem Objekte mit äußerlich antagonistischer Anordnung der Muskeln, und scheinbar großer Ähnlichkeit mit dem Schwanze der Katze[4]) findet v. Uexküll sein bekanntes Gesetz: „Es fließt die Erregung immer zu den verlängerten Muskeln"[5]). v. Uexküll will hiermit folgendes sagen: Die Verteilung der Erregung in den Nervennetzen (das radiäre Nervensystem wird von ihm für ein „Nervennetz" angesehen) geschieht nach Maßgabe des Zustandes der Leitungsendpunkte. Er vergleicht dieses nervöse Zentralorgan mit einem Leitungssystem rein physikalischer Energieformen, für die ja das gleiche Gesetz gilt: Vom Orte der größten Wärme erfolgt ein Ausgleichstrom nach dem Orte der geringsten Wärme. Dem gedehnten Muskel entspricht in den zuge-

3) Jordan, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 8. 1908. S. 232.

4) Magnus wählte den Schwanz der Katze, gerade wegen dieser Ähnlichkeit mit dem Objekte v. Uexkülls.

5) v. Uexküll, J. Zeitschr. Biol. Bd. 46. S. 1 (auf S. 28); siehe auch Erg. Physiol. Jahrg. 3 Abt. 2. 1904. S. 1.

hörigen nervösen Elementen ein Erregungsminimum; darum muß die Erregung dem gedehnten Muskel zufließen. Wir wollen die bekannten Versuche v. Uexküll's hier kurz wiedergeben. Ein Schlangenstern, bis auf einen, aller Arme beraubt, wird auf einer Korkplatte befestigt. Der Ringnerv ist gegenüber der Einmündungsstelle des Radiärnerven des intakten Armes durchschnitten. Der Ringnerv wird gereizt. Wenn nun das Präparat horizontal liegt, so daß der Arm in radiärer Richtung ausgestreckt ist, dann schlägt der Arm stets nach der Seite, wo v. Uexküll den Ringnerven mit den Platinelektroden reizt (Gesetz vom „Dekrement"). Wird das Präparat dahingegen vertikal aufgehängt, so daß der Arm gekrümmt nach unten hängt, so schlägt — auf welcher von den beiden Seiten des Armes auch immer der Ringnerv gereizt wird — der Arm stets nach oben.

Die Übereinstimmung dieser Resultate mit denjenigen von Magnus ist deutlich. Trotzdem kommen beide Forscher zu den oben angedeuteten grundsätzlich verschiedenen Erklärungen dieser Erscheinungen. Die Meinung, als handle es sich beim Schlangenstern nicht um eine reflektorische Regelung der Erregungsverteilung, wie dies bei der Katze der Fall ist, ist leider bei diesen Tieren nicht einwandfrei zu beweisen; denn bei Ophiuriden kann man die afferenten Bahnen nicht getrennt von den efferenten durchschneiden. Für den Beweis, daß die Erregungsverteilung nun in der Tat nach Maßgabe des Zustandes der Leitungsendpunkte bei unseren niederen Tieren stattfindet, eignen sich am besten die Schnecken, über deren Nervensystem ich seit dem Jahre 1901 eine Reihe von Mitteilungen veröffentlicht habe[6]). Als solche Leitungsendpunkte treten hier nämlich, neben den Muskeln, die Zentralganglien auf, die man experimentell beeinflussen kann, ohne zugleich die Bedingungen für mögliche regulierende Reflexe zu schaffen, wie dies bei Beeinflussungen, die sich auf die Muskulatur beschränken (z. B. in v. Uexküll's Versuchen) der Fall ist.

Die Versuchsergebnisse, auf die sich meine Deduktionen stützen, sind verschiedentlich mitgeteilt worden und sollen daher hier nur kurz wiederholt werden.

Das Cerebralganglion beherrscht, reguliert die Bewegung und zwar dadurch, daß es dauernd die Erregbarkeit hemmt. Entfernung des Cerebralganglions hat zur Folge ausgesprochene Erniedrigung der Reizschwelle und bei Aplysia dauernde lokomotorische Bewegungen (Schwimmbewegungen mit den Parapodien) die das Tier

6) Jordan, Zeitschr. Biol. Bd. 41, 1901. S. 196 (Aplysia). Arch. ges. Physiol. Bd. 106. 1905. S. 189. Bd. 110. 1905. S. 533 (Helix pomatia); Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 7. 1907. S. 85 (Ciona intestinalis); Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. Physiol. Bd. 34. 1914. S. 365; Bd. 36. 1916. S. 109 (Holothurien); Erg. Physiol. Jahrg. 16. 1918. S. 87 (Aplysia, Helix) etc.

wochenlang, bis zu seinem Tode, nicht imstande ist zu inhibieren. Einseitige Durchschneidung des Cerebropedalkonnektifs hat bei Aplysia Kreisbewegungen nach der normalen Seite hin zur Folge: die enthirnte Seite kriecht, wenn die normale Seite in Ruhe oder doch in einem geringeren Bewegungszustande verkehrt.

Auch die Schneckenmuskeln haben die Fähigkeit durch dauernde relative Verkürzung dem Tiere die nötige Fertigkeit zu verleihen (Turgor). Wegen des Fehlens von jeglichem vorbestimmten Antagonismus[7]) und jeglicher antagonistischer Innervierung, muß dieser „Tonus" von ganz anderer Beschaffenheit sein als derjenige, den wir beim Skelettmuskel des Wirbeltieres kennen lernten. Wenn man diesen tonischen Muskel dehnt (unter Ausschaltung tonuslösender Reflexe), so verhält er sich wie ein elastisches Band: Eine gewaltige Spannungszunahme behindert mehr und mehr die Arbeit des Antagonisten. Solch ein Tonus muß durch Nerveneinfluß aufgehoben werden. Bei Schnecken (und anderen Angehörigen unserer Gruppe) finden wir eine Dauerverkürzung, in welcher der Muskel gewaltsamer Dehnung nicht den Widerstand elastischer, sondern viskoser Körper entgegensetzt. Gleich einer plastischen Masse lassen sich diese Muskeln ohne Spannungszunahme dehnen. Es versteht sich von selbst, daß diese Eigenschaft nicht in den eigentlichen kontraktilen Bestandteilen der Muskelfaser zu suchen ist. Denn wenn diese auf Grund von Erregung tetanisch verkürzt sind, dann ist ihr Widerstand gegen Dehnung elastisch.

Wahrscheinlich leisten besondere Bestandteile der Muskelfasern die „Tonusfunktion" bei den Holothurien aber besondere muskelähnliche Fasern die (fast) nicht kontraktil sind. Auch auf solche „Tonusmuskeln" (oder Tonusbestandteile von Muskeln) übt das Nervensystem einen Einfluß aus, jedoch im Gegensatze zu kontraktilen Elementen nicht auf die Länge, sondern auf den Viskositätsgrad. Diesen Einfluß beobachten wir durch Untersuchung der Dehnungskurve (Zeit-Längenkurve) des belasteten ruhenden Muskels. Der Grad der Steilheit dieser Kurve ist der Ausdruck für die Viskosität. — Bei den Schnecken sind die Pedalganglien die Beherrscher, die Regulatoren des viskosoiden Tonus. Sind sie vorhanden, so üben sie dauernd einen hemmenden Einfluß auf den Viskositätsgrad aus. Entfernt man sie, so nimmt der Widerstand gegen passive Dehnung zu. Auf diese Weise sorgen die Ganglien dafür, daß, wenn der Druck des Blutes, erzeugt etwa durch Verkürzung einer Muskelgruppe, die anderen Muskeln zwingt, nachzugeben, sich zu dehnen, dies ohne großen Widerstand geschehen kann, obwohl der an sich gebotene Widerstand (im Gegensatze zum Wirbeltiermuskel)

7) Gänzlich unbestimmte Muskelpartien müssen dem Drucke des Blutes nachgeben, den irgendeine andere Muskelpartie durch ihre Verkürzung erzeugt!

niemals aufgehoben wird. Die Wirkung der Pedalganglien ist dauernd und nicht gelegentlich, reflektorisch[8]).

Nun gilt es für unsere Zwecke den aktiven Zustand der Leitungsendpunkte, nämlich des Zerebralganglions und der Pedalganglien irgendwie quantitativ zu beeinflussen und die Wirkung dieser Beeinflussung auf den Erregungsablauf festzustellen. Wir beschränken uns zunächst auf die Ganglien als Leitungsendpunkte, weil es bei ihnen ausgeschlossen ist, daß wir die Bedingungen eines regulierenden Reflexes verwirklichen, wie dies an sich stets möglich ist, wenn wir die Muskulatur als Leitungsendpunkt wählen. Ganglien kann man erfahrungsgemäß am besten durch chemische Mittel in der von uns gewünschten Weise beeinflussen. Durch Auflegen von einem Kochsalzkristall oder Bepinselung mit Kochsalzlösung kann man solche Zentren in Erregungszustand versetzen, während vorsichtige Bepinselung mit schwacher Kokaïnlösung die umgekehrte Wirkung erzielt (Verminderung des „aktiven Zustandes").

Wir erhalten folgende Ergebnisse: Verminderung des aktiven Zustandes (Kokaïn) bedeutet Steigerung der normalerweise von den Ganglien ausgeübten Hemmung; Steigerung des aktiven Zustandes (durch Kochsalz) bedeutet Verminderung der normalerweise von den Ganglien ausgeübten Hemmung. Also:

Kochsalz auf das G. cerebrale . . . . die Erregbarkeit nimmt zu,
Kokaïn auf das G. cerebrale . . . . die Erregbarkeit nimmt ab.
Kochsalz auf das G. pedale . . . . der viskosoide Muskelwiderstand nimmt zu.
Kokaïn auf das G. pedale . . . . der Widerstand nimmt ab[9]).

Wir haben also auch hier den Zustand in Leitungsendpunkten verändert und dadurch eine Änderung erzielt in der Hemmung durch die Ganglien. Diese Änderung ist nicht durch interferierende Reflexe — wie in den Versuchen von Sherrington und Magnus — zu erklären: Die Ganglien können — im Gegensatz zum Säugetiermuskel — nicht der Ort einer Reflexerregung (eines Reflexempfanges) sein. Sie sind vielmehr Hemmungszentra. Allein sie hemmen nicht durch Impuls, nicht durch zentrifugale Einwirkung auf den Reflexbogen, von dem sie ja selbst kein Bestandteil sind. Dies konnte durch verschiedene Versuche mit aller Sicherheit bewiesen werden[10])

8) Doch glaube ich, daß, wenn eine Schnecke oder Holothurie kriecht, der Viskositätsgrad der Muskeln allgemein noch weitergehend herabgesetzt wird, als dies an sich der Fall ist!

9) Die Wirkung der genannten Stoffe auf die Ganglien ist durchaus spezifisch. Dies beweist, daß z. B. die erhöhte Reizbarkeit nach Bepinselung des G. cerebrale mit Kochsalz keine direkte Reizwirkung (Summierung) ist. Eine solche müßte sich noch viel mehr geltend machen bei Behandlung der Gg. pedalia mit Kochsalz; das ist nicht der Fall.

10) Reizt man echte Hemmungszentra, so kann man die Hemmung demonstrieren, siehe weiter unten bezüglich der Crustaceen.

und geht ja schon mit Deutlichkeit daraus hervor, daß durch Kokaïn die Hemmung verstärkt, durch Kochsalz vermindert wird.

Hemmung ohne Impuls, Hemmung, die durch teilweise Lähmung vergrößert, durch dauernde Erregung vermindert wird, kann nur durch Erregungsvernichtung zustande kommen. Die Ganglien stehen mit dem in sich geschlossenen Reflexbogen als nebengeschaltete Leitungsenden, durch besondere Bahnen und Connective in Verbindung. Sie können also nur denjenigen Teil der Erregung vernichten, der, in sie gelangend, dem eigentlichen Reflexbogen entzogen wird. Je größer dieser Teil, desto größer die Hemmung. Die Hemmung hängt also von der Verteilung der Erregung auf Reflexbogen und Zentra ab. Die Hemmung findet statt nach Maßgabe des aktiven Zustandes der Zentra, d. h. der Leitungsendpunkte; also findet auch die Verteilung der Erregung in den Zentralorganen unserer Tiere statt nach Maßgabe des aktiven Zustandes der Leitungsendpunkte. Und das nahmen wir uns vor zu beweisen. Bei *Helix* (und *Ciona intestinalis*) können wir diesen für die Ganglien gewonnenen Satz auch für die Muskeln, und zwar für den viskosoiden Muskeltonus, beweisen. Wir müssen annehmen, daß der Dehnungsgrad der Muskeln gleichbedeutend ist mit geringem „aktiven Zustande" der zugehörigen Zentra in den Nervennetzen. Daß dies zulässig ist, ergibt sich aus dem Umstande, daß in manchen Versuchen das nämliche Resultat durch Muskeldehnung oder Kokaïnvergiftung der Muskeln erzielt werden kann. Die Verminderung des viskosoiden Widerstandes durch die Pedalganglien können wir durch solche Veränderung des aktiven Zustandes in der Peripherie in ähnlicher Weise beeinflussen, wie wir dies bei den Ganglien taten. Übermäßige Dehnung der Muskeln vermindert die Tonushemmung zunächst, um späterhin zu bewirken, daß der Muskel weiterer Dehnung sogar mehr Widerstand bietet, als ein ganglienloser Muskel unter gleichen Bedingungen. Tonuserzeugende Erregung strömt also auch hier nach demjenigen Leitungsendpunkte, in welchem wir den aktiven Zustand künstlich herabsetzten. Daß wir durch unsere Dehnung keinerlei Muskelsinnesreflex erzeugt haben, konnte hier (im Gegensatz zum Schlangenstern) wie folgt gezeigt werden. Ein Helixfuß wird durch einen Längsschnitt in zwei Hälften zerlegt, die nur mehr durch die Zentralganglien miteinander in Verbindung stehen. Starke Dehnung der einen Hälfte verursacht in der anderen nunmehr keine Zunahme, sondern eine Abnahme des tonischen Widerstandes. Das würde für die Auffassung als Reflex folgenden Widerspruch bedeuten: gleicher Reiz in beiden Dehnungsversuchen erzielen entgegengesetzten Erfolg. Nach unserm Gesetze der Erregungsverteilung hingegen erklärt sich jenes gegensätzliche Verhalten ohne weiteres. Für die bewegungsauslösende Erregung konnte ich aus dargetanen Gründen unseren Satz noch nicht beweisen.

Zusammenfassend können wir sagen: Im Nervensystem unserer „niederen" Tiere fehlen in der Tat individualisierte Bahnen, die durch bestimmte Weichen und weichenstellende Muskelsinnreflexe geöffnet und blockiert werden können. Die Erregung verteilt sich in diesen Systemen nach einfachen Gesetzen: An sich stehen ihr alle Wege offen und nur das Gesetz vom Dekrement hindert die Allgemeinausbreitung. Speziellen Anforderungen wird diese Art der Erregungsverteilung gerecht durch das Gesetz, daß der Zustand der Leitungsendpunkte für diese Verteilung maßgebend ist. So erhalten wir ohne weiteres eine Anpassung dieser Verteilung an die Bedürfnisse der Erfolgsorgane und verstehen es zugleich, daß die Zentralganglien als nebengeschaltete Leitungsendpunkte auftreten, die hemmend den Erfolgsorganen einen Teil der Erregung streitig machen. Ihr „aktiver Zustand", von dem Verteilung und daher Regulierung abhängt, kann als physiologische Umschreibung der Spontaneität („Wille") aufgefaßt werden.

Die Erregung verhält sich wie eine beliebige leitbare Energieform, d. h. sie verteilt sich entsprechend dem Energiegefälle. Dies ist natürlich kein Beweis dafür, daß das einfache Gesetz vom Gefälle für die beschriebene Erregungsverteilung verantwortlich ist. Wir wissen noch zu wenig über die Erregung, um über die Gesetze, die ihre Verteilung in den leitenden Systemen beherrschen, mehr als Hypothesen aufstellen zu können.

III. Wirbellose, die zu unserer höheren Tiergruppe gehören (Arthropoden und Anneliden).

Arthropoden und Anneliden besitzen Muskeln, die in bestimmten antagonistischen Gruppen oder Paaren zusammenarbeiten. So kann stets dafür gesorgt werden, daß dem Agonisten der Antagonist folgt, und daß während der Arbeit des Agonisten der Tonus im Antagonisten aufgehoben wird. In der Tat kommt bei den Bewegungsmuskeln beider Gruppen kein viskosoider, sondern ein elastischer Tonus vor, wie bei den Wirbeltieren. Auf alle Fälle muß solch ein elastischer Tonus durch einen besonderen hemmenden Impuls aufgehoben werden. Seine Überwindung ohne Zuhilfenahme hemmender Einwirkung von Seiten des Zentralnervensystems bedeutete wachsenden Widerstand!

Bei den Crustaceen (*Astacus*, *Cancer pagurus*) hat bislang noch kein Muskelsinnesreflex zur Regelung des Antagonismus gefunden werden können. Wir können die Haupterscheinungen ohne Zuhilfenahme solcher Reflexe erklären. Auch eine Individualisierung der Bahnen hat hier noch nicht stattgefunden.

Ch. Richet und andere Untersucher[11]) fanden folgende Ge-

11) Richet, Ch., Arch. Physiol. Paris 1879. Physiologie des muscles et des nerfs. Paris 1882. Luchsinger, Arch. ges. Physiol. Bd. 28, 1882, p. 60. Bieder-

setze: Wenn man die Extremitäten von Krebsen mit „schwachen" Strömen reizt, so erfolgt Streckung (Öffnung der Schere), während „starke" Ströme Beugung (Scherenschluß) zur Folge haben.

Schwache Ströme, welche die Streckmuskeln zur Verkürzung bringen, hemmen etwaigen Tonus in den Beugemuskeln. Starke Ströme hingegen vernichten den Tonus in den Streckmuskeln.

Endlich konnte ich[12]) zeigen, daß die Regelung dieser Bewegung durch das Cerebralganglion sich den dargetanen Gesetzen anpaßt. Reizt man das Cerebralganglion, so erhält man durchaus den umgekehrten Erfolg wie bei Reizung des Extremitätennerven (oder des Bauchmarkes). D. h. starke Reize rufen eine Verkürzung der Streckmuskeln hervor, während schwache die Bewegung der Beuge-(Schließ)-Muskeln verursachen. Hirnreizung und periphere Reizung können miteinander interferieren. D. h. wenn wir die Peripherie mit „starken" Strömen dauernd reizen, dann können wir die Verkürzung der Beugemuskeln aufheben durch eine Reizung des G. cerebrale, und zwar ebenfalls mit starken Strömen. Durch diese Einrichtung kann das Hirnganglion die Peripherie beherrschen, wie aus folgenden Versuchen hervorgeht: Es ist eine altbekannte Tatsache, daß ein Krebs, dem man (einseitig) ein Schlundkonnektif durchschnitten hat, Kreisbewegungen nach der normalen Seite hin ausführt. Meine Erklärung hierfür ist folgende: Jeder Schritt des Tieres beginnt mit einer Verkürzung der Beugemuskeln, hierdurch greifen die Beine (1—3) nach vorn. Fehlt nun dieser Bewegung der regulierend, interferierende Impuls vom Cerebralganglion, dann wird sie übertrieben; die Beine der operierten Seite greifen zu weit nach vorn-innen und hierdurch entstehen die Kreisbewegungen. Daß die Erklärung richtig und die Erscheinung ein Ausdruck für das Steuervermögen des G. cerebrale ist, ergibt sich aus folgenden Versuchen, die ich bei *Cancer pagurus* ausführte: Auf einer Seite wird das Schlundkonnektif durchtrennt und der periphere Stumpf auf Platinelektroden gelegt, die durch die künstlich geschlossene Operationswunde herausragen. Man läßt das Tier sich erholen und wartet bis es spontan läuft (und zwar wie gesagt im Kreise). Nun verbindet man durch ein langes Stück Leitungsschnur die beiden Platinadrähte mit einem Induktionsapparat. Während das Tier spontan im Kreise läuft, setzt man das Induktorium in Bewegung: sofort nehmen die Beine (bei richtiger Stromstärke) die normale Haltung an und die Richtung des Ganges wird normal. Durch Abstufung der Reizstärke können wir nunmehr das Tier zwingen in jeder gewünschten Richtung zu gehen, wir können es steuern, wie es normalerweise durch das G.

mann, W., Sitz.-Ber. math. nat. kl. Akad. Wiss. Wien Bd. 95, Abt. 3, 1887, p. 7; Bd. 97, Abt. 3, 1889, p. 49. Piotrowski, G., Journ. Physiol. London T. 14, 1893, p. 163.

12) Jordan, H., Arch. ges. Physiol. Bd. 131, 1910, p. 317.

cerebrale gesteuert wird. Ich glaube, daß dies das einzige Beispiel ist für den Ersatz einer Zentrenfunktion durch elektrische Reizung und gerade dadurch wird dasjenige bewiesen, was für die Beurteilung der Crustaceen als „phylogenetisches Stadium" in der Entwicklungsreihe, die uns beschäftigt, am wichtigsten ist: Die Beherrschung und Steuerung eines antagonistischen Muskelsystems ohne individualisierte Bahnen, daher ohne Weichen und weichenstellende Reflexe! Wir wissen nicht was in den Zentren des Bauchmarks die Folge von starker und schwacher Erregung hervorruft[13]). Die Abstufung der Erregung jedoch genügt um alles zu erklären, was bei der Ortsbewegung dieser Tiere, bei der Erregungsverteilung in ihren Zentren, einer Erklärung bedarf: sind nämlich die abgestuften Erregungen einmal gegeben, dann ist eine Verteilung auf besondere Nervenbahnen[14]) oder besondere Muskelgruppen nicht mehr notwendig. Die primitive Art der Erregungsverteilung wird ausgeglichen durch die besondere Art der Erregungsausnützung von Seiten der Muskeln.

Der Regenwurm.

Dies alles ist beim Regenwurm anders. Hier zum ersten Male tritt uns der Muskelsinn als entscheidender Faktor bei der Erregungsverteilung entgegen. Die antagonistischen Muskelgruppen sind Längs- und Ringmuskeln, die in strengem Antagonismus zusammenarbeiten, und hierbei die bekannten Kriech- und Bohrbewegungen dieser Tiere zustande bringen.

Aus den bekannten Versuchen Friedländer's[15]) ergibt sich folgendes: zieht man an den Längsmuskeln, so hat dies, nicht wie bei den Schnecken etc. eine passive, sondern eine aktive Dehnung des Wurmes zur Folge: die Dehnung der Längsmuskeln hat einen Reflex zur Folge, dessen Resultat eine Verkürzung der Ringmuskeln und eine Dehnung des Tieres ist. Die Bedeutung dieses antagonistischen Reflexes für die Bewegung des Tieres haben Friedländer und Biedermann[16]) gezeigt.

Neben diesem und anderen antagonistischen Reflexen, welche die Bewegung einer Muskelgruppe als Folge der Bewegung der Antagonisten bezwecken, beschreibt Biedermann einen Reflex, der gleichzeitig im Antagonisten den Tonus vernichtet. Unter besonderen Versuchsbedingungen nämlich erhält man durch Haut-

13) Ich übergehe absichtlich die in der Literatur vorliegenden Erklärungsversuche des Impulsrhythmus. Der Verzicht auf Benützung individueller peripherer Bahnen macht Vergleichung mit analogem, jedoch rein zentralem Geschehen bei Vertebraten zunächst für uns unnötig.

14) Man beachte, daß wir stets die ganzen Bahnen oder Ganglien reizen und je nach Abstufung des Reizes doch den differenzierten Erfolg erzielen.

15) Friedländer, B., Biol. Zentralbl. Bd. 8, 1888; Arch. ges. Physiol. Bd. 58, 1894.

16) Biedermann, W., Arch. ges. Physiol. Bd. 102, 1904, p. 475.

reizung gleichzeitig Verkürzung der Längsmuskeln und Verschwinden eines deutlich vorhandenen Tonus in den Ringmuskeln.

So einfach diese Erscheinungen beim Regenwurm auch sein mögen, sie setzen individualisierte Leitungsbahnen mit „Weichen“ voraus, die geöffnet und blockiert werden können. Einwirkungen der Zentren auf die Peripherie „en bloc“ sind hier nicht mehr möglich. Damit ist im Prinzip die Einrichtung gegeben, welche wir in viel größerer Kompliziertheit bei den Säugetieren durch Sherrington und Magnus kennen gelernt haben. Ein System ist hierdurch für die höchsten Tiere angenommen worden, bei welchem höhere Differenzierung des Bewegungsapparates eine ungeheure Zunahme der Leitungsbahnen im Zentralnervensystem fordert. So erklärt sich der Reichtum an Fasern, an Bahnen in diesen Zentren, ein Reichtum, der seinerseits wieder die Basis wird für die feine Differenzierung der Leistungen dieses Systems, zumal auch der psychischen Leistungen.

Die Bedeutung der Elytren der Käfer für den Flug.

Von R. Demoll.

In meiner Schrift „Über den Flug der Insekten und der Vögel“ (Fischer 1918) bin ich hinsichtlich der Bedeutung der Elytren der Käfer zu folgendem Resultat gekommen (Seite 53): „Die Käfer werden demnach durch die Tätigkeit der Elytren lediglich gehoben; die Vorwärtsbewegung wird nur durch die Hinterflügel ermöglicht.“

Zu diesem Ergebnis wurde ich geführt durch die Beobachtung

1. daß die Elytren Flugbewegungen ausführen,
2. daß eine Verkürzung der Vorderflügel eine Zunahme der Fluggeschwindigkeit zur Folge hat, während andererseits eine Verkürzung der Hinterflügel zu einer schnellen Verminderung der horizontalen Fluggeschwindigkeit führt.

In seiner ausführlichen Kritik über diese Arbeit hat Stellwaag betont, daß diese Auffassung nicht möglich sei, in der Hauptsache, weil die anatomischen Befunde eine Beteiligung der Elytren beim Flug als Hebeorgane nicht möglich erscheinen lassen. Er schreibt hierüber in „Die Naturwissenschaften“ 1919, Heft 10, Seite 164: „Es sei gestattet hier nur auf die Frage der Bedeutung der Käferdeckflügel einzugehen, da der Verfasser seine Ansicht von deren Wirksamkeit als echte Flügel noch an anderer Stelle betont hat. (Die Auffassung des Fliegens der Käfer — eine zoologische Irrlehre. im Zool. Anzeiger 1918, S. 285.) Er geht hier noch weiter wie in seinem Buche. Die Elytren beteiligen sich am Fluge in derselben Weise wie die häutigen Flügel. Mit dieser Ansicht stimmt er nur mit einem einzigen der vielen Autoren überein, die über diese

Frage nachgedacht haben, nämlich mit Chabrier aus dem Jahre 1821, dem die anatomischen Verhältnisse des Käferthorax noch nicht bekannt waren. Aus dem Bau der Flügelachsel, der Größe und Lage der ansetzenden Muskeln, der schwächlichen Beschaffenheit des Mesothorax und dem mechanischen Verhalten der Deckflügel folgt jedoch, daß diese Ansicht nicht haltbar ist. Der Referent hat dies eingehend begründet (Zeitschrift für wissensch. Zoologie 1914, siehe auch Naturw. Wochenschrift 1914, S. 97): Ein wirksamer Flügel muß neben anderen Eigenschaften notwendigerweise einen steifen Vorderrand und eine nachgiebige Fläche besitzen, wenn er den Luftwiderstand wirksam ausnützen soll. Außerdem muß er energische und wirksame Schläge und ganz bestimmte Drehbewegungen ausführen. Aber der Deckflügel stellt eine gleichmäßig dicke, unelastische Platte vor, die nur geringe Ausschläge machen kann und vertikal beweglich ist. Die Analyse des Flugapparates und zahlreiche verschiedenartige Versuche führen zu dem Ergebnis, daß die Elytren weder als wirksame Flügel noch etwa als Tragflächen oder Gewichtssteuer, sondern wohl nur als Stabilisierungsflächen aufzufassen sind. Sie wirken durch ihre Fläche und die bei schneller Fortbewegung des Tieres sekundär erzeugte lebendige Kraft des Luftwiderstandes, die den Körper beim Flug aus der mehr vertikalen Lage in eine mehr horizontale Lage bringt."

Ich habe nun trotz dieser Einwände von Stellwaag, deren Bedeutung mir schon zuvor bekannt war, da ich seine Arbeit vor Niederschrift meiner Untersuchungen gelesen hatte, mein Augenmerk nicht darauf gerichtet, ob die anatomischen Verhältnisse uns eine Wirksamkeit ohne weiteres verstehen lassen; ich habe weiter darauf verzichtet, in theoretische Betrachtungen mich zu verlieren, ob — wie Stellwaag meint —, ein wirksamer Flügel „notwendigerweise einen steifen Vorderrand und eine nachgiebige Fläche besitzen muß", sondern ich bin wieder, wie in meiner ersten Arbeit, direkt an das Experiment gegangen, um dieses entscheiden zu lassen, ob zwingendere Beweise, als die, die ich bisher erbracht habe, die Bedeutung der Elytren nach der einen oder anderen Richtung hin außer Frage stellen.

Die ausschlaggebenden, kaum noch Einwände zulassenden Beobachtungen hätte übrigens Stellwaag leicht selbst bei seinen Experimenten machen können, wenn er bei seinen Versuchen mit Maikäfern die Männchen und Weibchen streng miteinander verglichen hätte. Er hatte den hier zu beobachtenden Differenzen ebensowenig Bedeutung zugemessen, wie ich selbst in meiner früheren Untersuchung. Er schreibt zwar zunächst, daß er mit männlichen und weiblichen Tieren gearbeitet hat, gibt aber dann bei Schilderung seiner Experimente nicht mehr an, ob es sich um Weibchen oder Männchen handelte. Auffallend scheint mir an

seinen Beobachtungen, daß er durchweg bei Elytrenverkürzung von einer Verminderung der Fluggeschwindigkeit spricht, während ich stets das Gegenteil finden konnte. Ich habe auch in diesem Jahre wieder mehrere Männchen beobachtet, die auch nach vollständiger Entfernung der Elytren noch zu fliegen vermochten. Zunächst konnte ich durchweg feststellen, daß die Fluggeschwindigkeit bei diesen Tieren weit über die Norm hinausging. Es wurden 4 bis 5 und selbst 6,5 m in der Sekunde erreicht, während das Normaltier bei 2 m etwa bleibt. Ferner konnte ich nie den Eindruck gewinnen, daß die Käfer unbeholfener und schwankender fliegen, sondern im Gegenteil eher in geringerem Maße das Gaukelnde des Maikäferfluges zeigen, was eben durch die hohe Geschwindigkeit verursacht sein mag.

Die neuen Beobachtungen, die mir die Bedeutung der Elytren definitiv klarzustellen scheinen, sind folgende:

1. Kleine Teile der Elytren und der Hinterflügel vermögen sich physiologisch zu vertreten. Werden einem Käfer die Hinterflügel so weit gestutzt, daß er auch nach einigen Übungsflügen noch erkennen läßt, daß er nahe an der Grenze eines noch möglichen horizontalen Fluges angelangt ist, so wird ein solches Tier vollständig unfähig zu fliegen, dadurch, daß man ihm entweder noch die Hinterflügel weiter um ein kleines Stückchen kürzt, oder daß man von den Elytren die Spitze wegnimmt. Es zeigt sich also hier, daß eine Entfernung eines solch kleinen Teiles, etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_{20}$ der Elytren, eine Flugunfähigkeit herbeizuführen vermag, Verkürzungen, die bei intakten Hinterflügeln vollständig belanglos sind für den Flug.

Die 2. Versuchsreihe führe ich hier an, nicht deshalb, weil ich sie für sehr beweiskräftig halte, sondern deshalb, weil das Resultat ein verschiedenes ist und weil ich daher verhindern möchte, daß irgendeine gelegentliche Beobachtung als allgemein gültig angesehen und gedeutet würde. Ich arbeitete bei dieser Serie nur mit Weibchen. Diesen darf man die Elytren durchschnittlich nur bis zur Hälfte oder bis zu $^2/_3$ entfernen, um an die Grenze der Flugfähigkeit zu gelangen.

Ich ging nun so vor, daß ich einem Tier die linke Elytre etwa um $^2/_3$ kürzte, die rechte dagegen etwa nur um $^1/_3$. Es zeigte sich nun in den weitaus meisten Fällen, daß solche Tiere sehr schlecht oder überhaupt nicht mehr fliegen. Dies würde sowohl im Sinne Stellwaags, als auch im Sinne meiner Auffassung verwertbar sein. Ich hatte aber doch unter den vielen Weibchen auch zwei beobachten können, die gleich zu Anfang mit den sehr ungleich gestutzten Elytren noch recht gut zu fliegen vermochten. Wurde diesen Tieren dann die weniger gestutzte Elytre nun auf dasselbe Maß reduziert wie die kürzere, so daß beide gleich kurz waren, so war

ein Flug überhaupt nicht mehr möglich. Es zeigte sich also in diesen beiden Fällen, daß der Flug noch ermöglicht wird, wenn nur die Summe der Flächen des rechten und linken Flügels die unbedingt notwendige minimale Ausdehnung der Elytren erreicht, gleichgültig, ob die Flächenverteilung symmetrisch oder asymmetrisch ist. Würde es sich hier um ein Balanzeorgan handeln, so wäre zu erwarten, daß die gleich kurzen Elytren dem Fluge dienlicher sind. Die besonders schwerwiegenden Argumente nenne ich zuletzt.

3. Ich habe in diesem Monat eine Reihe von Männchen beobachtet, die ihrer Elytren beraubt, gleich beim ersten Flug tadellos zu fliegen vermochten, wenn sie auch meist bei den ersten beiden Flügen auf 2 m, 2—3 dem an Höhe verloren. Einige von ihnen vermochten schon beim zweiten Flug nach oben zu fliegen und ließen in keiner Weise einen Unterschied gegenüber normalen Männchen erkennen. Eine solche Stabilität ohne Elytren muß die Wichtigkeit dieser Gebilde als Stabilisierungsapparate recht fraglich erscheinen lassen.

Man kann wohl sagen, daß es auf alle Fälle erstaunlich ist, daß die Tiere so schnell sich den ungewohnten Verhältnissen anpassen, denn ungewohnt ist die Situation nicht nur dadurch, daß die Hinterflügel schneller arbeiten müssen, um die Tätigkeit der Vorderflügel zu ersetzen, sondern auch dadurch, daß der Angriffspunkt der hebenden Kraft nennenswert nach hinten rückt. Ausschlaggebend für die ganze Frage scheint mir aber folgende Beobachtung zu sein.

Je geringer das Gewicht des Tieres, desto weiter darf ohne Beeinträchtigung des Fluges eine Verkürzung der Elytren stattfinden. Daher kommt es, daß man nur bei Männchen hoffen darf, noch nach völliger Entfernung der Elytren eine Flugfähigkeit anzutreffen. Ich gebe hier eine Tabelle, die das Gewicht von 12 männlichen und 12 weiblichen Käfern wiedergibt, die mir einer meiner Doktoranden zur Verfügung gestellt hat, der von ganz anderen Fragen ausgehend, sich für das Gewicht der Tiere interessierte. Er hat hierbei aus 200 Exemplaren außer Durchschnittstieren auch möglichst große und möglichst kleine Männchen und Weibchen herausgenommen und man sieht, daß erst etwa die schwersten Männchen im Gewicht die leichtesten Weibchen erreichen. Dies erklärt uns, weshalb man nur unter den Männchen Tiere findet, die auch noch ohne Elytren zu fliegen vermögen.

Melolontha	mgr	Melolontha	mgr
Männchen: 1. =	1081,02	Weibchen: 1. =	1505,2
2. =	906,8	2. =	1482,8
3. =	946,8	3. =	1357,6
4. =	882,2	4. =	1349,2
5. =	845,2	5. =	1254,0

Melolontha		mgr	Melolontha		mgr
Männchen:	6. =	854,8	Weibchen:	6. =	1354,2
	7. =	825,2		7. =	1318,9
	8. =	742,2		8. =	1299,4
	9. =	753,9		9. =	1041,3
	10. =	635,9		10. =	970,1
	11. =	625,2		11. =	886,4
	12. =	580,8		12. =	776,8

Ich hatte ferner bei einer Reihe von Weibchen die Elytren ganz allmählich verkürzt, um möglichst genau die Grenze festzustellen, bei der die Tiere noch zu fliegen vermögen. Und da hat sich nun stets gezeigt, daß eine Einordnung der Weibchen nach dem Gewicht vollständig sich deckte mit einer Einordnung nach den ihnen noch verbliebenen Elytrenstummeln. Je schwerer das Weibchen, eine desto größere Fläche bedurfte es zum Fliegen. Bisweilen glaubte ich Ausnahmen zu finden. Ich hatte einem Weibchen die Elytren bis auf $^1/_3$ gestutzt und zwar einem Weibchen, das mir schwerer zu sein schien als ein anderes, bei dem die Grenze bei einer Entfernung der Hälfte der Elytren lag; legte ich aber die Tiere auf die Wage, so zeigte sich jedesmal wieder, daß diese Proportionalität eine ganze strenge blieb. Hier muß jeder Versuch, die Elytren als Gleichgewichtsorgane zu deuten, scheitern; es sei denn, man wolle annehmen, daß das etwas schwerere Weibchen eine um ein entsprechendes größere Balanzestange nötig habe als das kleinere, und daß die noch leichteren Männchen infolge des geringeren Gewichts, im übrigen aber aus unerfindlichen Gründen dieses Balanzierapparates ganz entbehren könnten.

Ich habe daher nach wie vor die Ansicht, daß es in erster Linie geboten erscheint, die Anschauungen über die anatomischen Verhältnisse zu modifizieren. Denn, da mir das Experiment eindeutig die Antwort gibt, daß die Elytren zum Heben dienen, so wird man versuchen müssen, die anatomischen Verhältnisse diesen Resultaten anzupassen und nicht umgekehrt.

Entgegnung

von **Dr. A. Forel.**
vormals Professor in Zürich.

Mit zwei Worten muß ich gegen die Art, wie Herr Dr. Henning (Biolog. Zentralbl. vom 30. April 1919, S. 192) meine Worte und Ansichten entstellt, protestieren, die Pflanzen oder gar die Atome besäßen ein Bewußtsein. Über die nachfolgenden Auseinandersetzungen, die Henning gegen mich, Dr. Brun und Semon's Mneme anführt, ist es nicht der Mühe wert ein weiteres Wort zu verlieren, ebensowenig über die vorausgehenden.

Referate.

N. Heribert-Nilsson, Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix.

Lunds Universitets Årsskrift, 1918, N. F. Bd. 14 Nr. 28. Festschrift der Universität Lund zu ihrem 250jährigen Bestehen. 145 Seiten, 65 Bilder im Text.

Die Floristik wird im Lande Linnés, im Gedenken an die glorreiche Zeit der schwedischen Führerschaft, noch heute so tatkräftig gepflegt wie sonst kaum irgendwo, und aus den Bedürfnissen des Sammlers sind die Versuche hervorgegangen, deren imponierende Ergebnisse der Verf. nach 12jähriger Arbeit vorlegt. Die große Artenzahl in der Gattung Salix, die Variabilität der Linné'schen Weidenarten und die Häufigkeit unzweifelhafter spontaner Bastardbildung sind für den Floristen eine Quelle der Freuden und des Kummers, des Kummers insofern, als es auch dem guten Kenner oft nicht gelingen will einem gefundenen Individuum mit einiger Sicherheit seinen Platz im System anzuweisen. Die Rolle der Bastardierung beim Zustandekommen dieser Vielförmigkeit experimentell zu studieren war das erste Ziel des Verf., und unter den Händen ist ihm aus der ursprünglich floristisch gerichteten Arbeit ein höchst bedeutsamer Beitrag zur allgemeinen Vererbungslehre geworden. Auch der Mutter, die es duldet, daß in ihrem Dorfgarten die Gemüsebeete mit Weidengestrüpp statt mit Blumen gesäumt werden, ist ein Ehrenplatz in der Geschichte der Weiden- und der Vererbungsforschung sicher.

Die erste Generation der Kreuzung zweier Arten ist einförmig und intermediär. Dabei halten entweder fast alle Einzelmerkmale in ihrer Ausprägung die Mitte zwischen den Eltern, oder aber es wird das eine Merkmal vom einen und das andere vom andern Eltern ziemlich unverändert übernommen, so daß nur das „Mosaik" der Charaktere als ganzes intermediär wirkt. Im zweiten Fall kann ein und dasselbe morphologische Merkmal in der einen Kreuzung dominieren und in einer anderen rezessiv sein; so dominiert die Behaarung der Blätter von *S. aurita* über die Kahlheit des Laubes von *S. purpurea*, dagegen ist die Behaarung der *S. caprea* gegenüber der Kahlheit der *S. purpurea* rezessiv; und ähnliches ist von dem Verhältnis zwischen langen und kurzen Narben beobachtet. In beiden Fällen werden solche Bastarde vom Kenner mit ziemlicher Sicherheit richtig bestimmt. Viel wichtiger ist aber das Verhalten der F_2-Generationen. Die Mehrzahl der Individuen ähnelt wohl mehr oder weniger der F_1, aber in geringerer Zahl treten auch Pflanzen auf, die teils den Eltern nahe kommen, teils von beiden Eltern in den verschiedensten Eigentümlichkeiten sich so weit entfernen, daß auch der beste Spezialist die Genese nicht erraten würde. Das auffälligste Beispiel einer solchen „extravaganten" Kombination ist der aus der Kreuzung Salix (*repens* × *viminalis*) × *repens* gewonnene Bastard „*amerinoides*", so genannt, weil er allerhand Merkmale zur Schau trägt, die der Gruppe der *Amerinae* (*S. alba, babylonica*) eigen sind, aber weder den Elternarten noch ihren Verwandten zukommen.

Am eingehendsten ist die F_2 der Kreuzung *S. caprea* × *viminalis* studiert, und die beträchtliche Anzahl der Individuen (157 Stück) erlaubt einen Schluß auf die Zahl der beteiligten mendelnden Faktoren. Es wird wahrscheinlich gemacht, daß *S. caprea*, mit breiten kurzen Blättern, vor der sehr lang- und schmalblätterigen *S. viminalis* zwei Faktoren für Blattbreite „voraus" hat, während *S. viminalis* einen Faktor für Blattlänge „mehr" besitzt, und daß diese Faktoren außer der Blattgröße und -gestalt auch die meisten übrigen artunterscheidenden Habitusmerkmale ebenso wie die physiologischen Charaktere beeinflussen, z. B. die Blattfarbe, die Höhe des Strauchs, die ganze Periodizität der Entwicklung. Diese „pleiotropen", „diffus wirkenden" Faktoren dürften allerdings nicht den letzten Erbeinheiten entsprechen,

sondern die großen Komplexe von Genen repräsentieren, die je in einem Chromosom lokalisiert sind (Ref.); die eigentlichen Einzelfaktoren werden eben streng gekoppelt sein, weil kein crossing over stattfindet. Verhältnismäßig kompliziert scheinen die Grundunterschiede zu spalten, die die Behaarung der beiden Arten bedingen, d. h. die betreffenden Gene werden in einer größeren Zahl von Chromosomen lokalisiert sein. Unabhängig voneinander spalten die Länge der Kätzchenspindel und die Länge der Staubblätter. Wenn die faktorielle Analyse hier auch noch nicht ganz durchgeführt ist, so besteht doch kein Zweifel, daß alle diese Charaktere, geradeso wie die für die Habitusunterschiede der beiden Arten besonders wesentlichen Merkmale der Blattgestalt, auf mendelnden Grundunterschieden beruhen, daß also „Artmerkmale" durchweg keine andere Vererbungsweise besitzen als „Varietätmerkmale".

Bei Rückkreuzung eines Bastardes mit einem der Eltern liegt die Variabilität, wie zu erwarten, zwischen dem Phänotypus der F_1 und dem der Art, die zur Rückkreuzung verwendet wurde. Auch die Kreuzung eines Bastardes mit einer dritten Art liefert ein Ergebnis, das nach Mendel'schen Schemata ungefähr vorauszusehen ist. Ganz besonders polymorph fällt natürlich die Nachkommenschaft einer Kreuzung zweier Bastarde aus. — Von der ganzen Fülle der Variation und von den überraschenden Zügen der extravaganten Kombinationen geben die zahlreichen Abbildungen von Zweigen und ganzen Sträuchern eine anschauliche Vorstellung.

Die wenigen exakten Studien über Artkreuzungen, die bis jetzt vorliegen, bringen es klar an den Tag, daß die Kreuzung mindestens einer der allerwichtigsten Wege der Entstehung neuer Biotypen, neuer „Arten" ist. Der Verf. zieht aus seinen Erfahrungen den Schluß, daß auch die Variabilität der „Großarten" eine befriedigende Erklärung findet, wenn die Genese der Arten auf Kreuzung zurückgeführt wird: die „Varietäten" können gleichzeitig mit der „Hauptart" entstehen, brauchen sich nicht nachträglich vom „Typus" abzuspalten, da aus der F_2 einer einzigen Kreuzung ein Schwarm von Formen hervorgehen kann. Viele dieser Kreuzungsprodukte sind aber ausgesprochen minderwertig, unfähig sich in der Konkurrenz mit den auf weiten Wohngebieten ansässigen Arten zu behaupten, wie z. B. F_2-Kombinationen, deren Achselknospen regelmäßig als Johannistriebe auswachsen, so daß Blütenbildung unmöglich ist, oder solche mit leicht berstender Zweigrinde oder mit hoher Anfälligkeit für Pilzbefall. Es ist also recht wohl möglich, daß die gegenwärtig existierenden Arten die an die gegenwärtigen Lebensbedingungen ihrer Wohngebiete am besten angepaßten Biotypen darstellen, daß die Natur alle möglichen Kombinationen schon durchgeprüft und das Beste behalten hat. Erst mit der Übersiedelung einer Art in ein neues, ihr vorher nicht zugängliches Gebiet, das andere Artengruppen beherbergt, oder mit der Verschiebung der klimatischen Faktoren in einem gegebenen geographischen Bezirk könnte der Vorgang der Artbildung von neuem in Fluß kommen.

Über die Konstruktion von „Entwicklungsreihen" aus äußeren Ähnlichkeiten sprechen die experimentellen Ergebnisse des Verf. ein vernichtendes Urteil. Aus einer einzigen F_2-Generation können Formengruppen hervorgehen, die der mit den Methoden der vergleichenden Morphologie arbeitende Systematiker, ohne Kenntnis der Genese, in eine Entwicklungsreihe oder in mehrere solche Reihen ordnen würde. Und gelegentlich tritt infolge von Kreuzung mit einem Schlag ein absolutes Novum auf, das seine Abstammung ganz und gar verleugnet, wie die *Salix amerinoides*. Daß alle unsere systematischen, phylogenetischen Stammbäume Dichtung sind, ist eine bittere Einsicht, aber eine unabweisbare. O. Renner, München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band **November 1919** **Nr. 11**
ausgegeben am 10. Dezember 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Inhalt: **N. Patschovsky**, Über eine Möglichkeit des außernormalen Entstehens von pflanzlichem Kalziumoxalat. S. 481.
J. H. F. Kohlbrugge, Der Akademiestreit im Jahre 1830, der niemals enden wird. S. 489.
L. Arnhart, Das Puppenhäuschen der Honigbiene. S. 494.
R. Goldschmidt, Intersexualität und Geschlechtsbestimmung. S. 498.
H. Günther, Das Schraubungsprinzip in der Natur. S. 513.
Referate: **J. Wilhelmi**, Die angewandte Zoologie als wirtschaftlicher, medizinisch-hygienischer und kultureller Faktor. S. 527. — **H. Bücher, V. Bauer, G. Bredemann, E. Fickendey, W. la Baume und J. Loag**, Die Heuschreckenplage und ihre Bekämpfung. S. 528.

Über eine Möglichkeit des aussernormalen Entstehens von pflanzlichem Kalziumoxalat.

Von **Dr. Norbert Patschovsky**,
Assistent am Botanischen Institut zu Halle a. S.

A. Fragestellung und Versuchsanordnung.

In einer früheren Mitteilung (1919) habe ich darauf hingewiesen, daß Pflanzen ohne Ablagerung von oxalsaurem Kalk zugleich auch im Zellsaft gelöste Oxalate vermissen lassen. Diese Feststellung legt den Gedanken nahe, daß jener Mangel an Kalkoxalat vielleicht auf einem Unvermögen zur Oxalsäurebildung überhaupt beruhe. Dies ist wahrscheinlich dann der Fall, wenn sich in den betreffenden Geweben durch äußere Zuführung von Oxalatlösungen experimentell Kalziumoxalatbildung hervorrufen läßt.

Die im folgenden wiedergegebenen Untersuchungen sollen zur Entscheidung der mit dem Letztgesagten umschriebenen Frage bei-

tragen. Im Falle von *Spirogyra* (Objekt VI) handelt es sich um die Möglichkeit der Aufgabe, schon unter natürlichen Bedingungen Kalziumoxalat führende Zellen durch die Oxalatlösung zu einer Veränderung dieses Kristallgehaltes zu veranlassen. Diese Versuche ergaben ferner Aufschlüsse über die Giftwirkung der Oxalate, die in verschiedenen Konzentrationen auf ein ungleichartiges Pflanzenmaterial zur Wirkung kamen.

Geschichtliches. Erfolgreiche Bemühungen, den Kristallgehalt von Pflanzenzellen durch äußerlich zugeführte Säurelösungen zu beeinflussen, gehen auf Migula (1888) zurück. Dieser Forscher arbeitete mit Spirogyren (*orbicularis* Kg. u. a.), die in ihrem Plasma gekreuzte Kristalle von quadratischem Kalziumoxalat bergen. Als Kulturflüssigkeit dienten sehr verdünnte Säurelösungen, teils mit teils ohne Kalkgehalt. Es zeigte sich, daß nur organische Säuren, mit Ausnahme von Karbol- uud Essigsäure, dagegen nichf die Mineralsäuren einen Einfluß auf den Kristallgehalt haben. Diese Wirkung besteht in einer meist sehr beträchtlichen Anhäufung des Kalkoxalats in den behandelten Zellen, die je nach dem Kalkreichtum des säurehaltigen Wassers größer oder geringer ausfiel. Wurden Spirogyren in Lösungen organischer Säuren unter Ausschluß des Kalziums kultiviert, so bildeten sich in den Zellen keine neuen Kristalle; solche wurden aber binnen weniger Stunden in großen Mengen abgeschieden, wenn die Fäden nachher in kalkreiches Wasser übertragen worden waren. Migula nimmt an, daß die verwendeten organischen Säuren (Weins., Zitronens.) in der Zelle in Oxalsäure umgewandelt werden und diese an den mit dem Wasser aufgenommenen Kalk gebunden wird. Bei Ausschluß von Kalksalzen gingen die Zellen selbst in sehr schwachen Säurelösungen nach 5 bis 6 Tagen zugrunde, während sie sich ohne Kalzium und ohne Säure bis 14 Tage am Leben erhalten ließen. Migula erblickt die Aufgabe des Kalziums hierbei darin, die in der Zelle gebildete Oxalsäure unschädlich zu machen.

Eine Steigerung des Gehaltes an Kalziumoxalat erzielte auch Loew (1891) bei *Spirogyra nitida* durch Kultur in sehr schwacher Lösung von Monokaliumphosphat.

Benecke (1903) vermochte den Gehalt seines *Spirogyra*-Materials an Kalziumoxalat nicht zu beeinflussen. Bei *Vaucheria* erzielte er dadurch massenhafte Ausfällung von Kalkoxalat, daß er die Objekte zunächst in ihrem Wachstum hemmte (Entziehen der Stickstoffnahrung oder Übertragen in destilliertes Wasser) und darauf in Kalziumlösungen überführte.

In welchem Maße bei den Pilzen die Bildung des Kalziumoxalats von der Kalkmenge der Kulturflüssigkeit abhängig ist, haben bekannte Untersuchungen de Bary's (1886) und Wehmer's (1891) gezeigt. Die Oxalsäure wird hier geradezu im Verhältnis des fäll-

baren Kalkquantums und im Bedarfsfalle kontinuierlich erzeugt. Der Kalk verhält sich hier wie ein Gift, auf dessen Beseitigung der Organismus in spezifischer Weise hinzuarbeiten scheint.

Für die chlorophyllführenden Gewächse ist umgekehrt die Giftwirkung der Oxalsäure eine geläufige Tatsache. Dieses unterschiedliche Verhalten der grünen und nichtgrünen Pflanzen hat Loew (1893, 123 f.) hervorgehoben. Bassalik (1914) fand im *Bacillus extorquens* einen Organismus, der Oxalate sogar verarbeitet und in die Karbonate überführt.

Die sehr eingehenden Untersuchungen O. Loew's (1892, 93) betreffend die Giftwirkung der Oxalsäure und ihrer Salze auf grüne Pflanzen, lehrten zunächst, daß die freie Oxalsäure ungleich giftiger ist als die neutralen Salze. Von diesen verwendete er das neutrale Kaliumsalz. Fäden von *Spirogyra majuscula*, in 2 %ige Lösung neutralen Kaliumoxalats versetzt, zeigen nach etwa 5 Minuten eine Kontraktion des Zellkerns. Nach 30—40 Minuten verquillt der Chlorophyllkörper. Trotz der Verletzung des Kerns besteht der Turgor der Zellen noch nach 10 Minuten; indes erholen sich die Fäden, zu dieser Zeit in kalkreiches Quellwasser übertragen, nicht wieder. In einer 0,1 %igen Lösung geht die Giftwirkung auf *Spirogyra* aber bereits so langsam vor sich, daß die Zellen erst nach einer Reihe von Tagen in allen Teilen abgestorben sind (1892, 375). Die Giftwirkung der Oxalate nimmt also mit der Verdünnung sehr rasch ab (1893; 122, 124). Weiter schließt Loew aus seinen Beobachtungen, daß diese Giftwirkung in erster Linie Zellkern und Chloroplasten ergreift und das Cytoplasma erst mittelbar durch jene afiziert (1892, 376). Im Zellkern und Chloroplast, so argumentiert Loew, müssen Kalziumverbindungen eine wichtige Rolle spielen, und dadurch, daß diese, in oxalsauren Kalk übergeführt, der lebenden Materie entrissen werden, stellt sich die Giftwirkung der Oxalate letzten Endes als Strukturstörung der lebenden Substanz durch chemische Umlagerung dar (1892, 376; 1893, 124).

Daß die Oxalsäure auch auf phanerogame Gewebe giftig wirkt, zeigte Loew an Blättern von *Elodea* und *Vallisneria*, die in einer 1 %igen Lösung des Kaliumoxalats nach 36 Stunden ihren Turgor gänzlich verloren hatten, während sie in gleichstarken Lösungen von weinsaurem bezw. schwefelsaurem Kali noch gänzlich unbeschädigt waren (1893, 123). Schimper (1890, 249) beobachtete, daß Zweige von *Tradescantia Selloi* in Lösungen von neutralem und saurem Kaliumoxalat von 1, 2 und 3 % zugrunde gingen. Auch ihm erwiesen sich die sauren Lösungen giftiger als die neutralen.

Versuchsanordnung. Für die eigenen Versuche verwendete ich neutrales Kaliumoxalat oder Ammoniumoxalat, vorzugsweise das Kalisalz. Es wurden immer schwache Lösungen verwendet, wechselnd zwischen 1 ‰ und 5 ‰, nie darüber hinaus. Das in diesen Kon-

zentrationen schon giftigere Ammonoxalat wurde stets nur als 1‰- und 2‰-Lösung gebraucht. Zur Kultur benutzte ich Glasdosen mit übergreifendem Deckel, in die je 20 ccm der betreffenden Lösung gefüllt wurden. Ich nahm die Versuche während der Wintermonate vor, so daß die Assimilationstätigkeit der Objekte einer besonderen Unterstützung bedurfte. Deshalb erhielten die Lösungen einen Zusatz von Rohrzucker, von dem sie dann meistens 5 % enthielten. Zu Parallelkulturen ohne Oxalat dienten reine Rohrzuckerlösungen. Höhere Gaben von Rohrzucker bezweckten gleichzeitige Plasmolyse der Zellen, wodurch sich Zellwand und Protoplast gesondert übersehen ließen. Die Glasdosen mit den Objekten wurden in eine am Boden mit weißem Fließpapier ausgelegte Glasschale gebracht und diese im Warmhaus an einem sehr hellen Ort aufgestellt.

Die Glasdosen und Versuchspflanzen sind vor Beginn der Kultur mit destilliertem Wasser sorgfältig gewaschen worden. Es kamen nur chlorophyllhaltige Pflanzen zur Untersuchung. Als Material dienten: Mooszweiglein (-Blättchen), Moosprotonemen; Algenfäden; Blatt- und andere Schnitte von Blütenpflanzen. Die Dauer der Einwirkung ist bei der Wiedergabe der Ergebnisse in jedem Einzelfalle vermerkt worden.

B. Ergebnisse.

I. *Mnium* und *Funaria* (Blätter).

Mnium. Verträgt ohne Schädigung K-Oxatlösungen von 1‰, 2‰, 3‰ mit einem Rohrzuckergehalt von 5% nach Beobachtungen während 8 Tagen. 5‰ war nach 6tägiger Einwirkung tötlich: Der Protoplast war zusammengefallen; dabei hatten die Chlorophyllkörner intensiv grüne Farbe. Äußerlich war indes die Schädigung an der blassen, grünlichgelben Färbung der Pflänzchen bemerkbar. Auch 4‰ schädigt die Pflänzchen. Am besten eignen sich zur Kultur Lösungen von 2‰ K-Oxalat (+ 5 % Rohrzucker); doch sind auch Lösungen von 1‰ brauchbar. Objekte, die in diesen Lösungen bis zu 8 Tagen verblieben waren, zeigten folgendes. Auf den ersten Blick erscheinen die Zellen der Blättchen erfüllt von dicht gedrängten Kriställchen, die beim Erwärmen und in Essigsäure nicht verschwinden, wohl aber in Salzsäure vergehen und solchen Blättchen, die in 7,5 %iger Rohrzuckerlösung (ohne K-Oxalat) gehalten waren, fehlen. Zwischen gekreuzten Nicols leuchten sie weißlich auf. Wir sehen sie in Anbetracht ihres Aussehens und chemischen Verhaltens als Kalziumoxalat an. Bei genauem Einstellen erkennt man, daß die Kriställchen nicht im Mittelpunkt des Zellinneren liegen können, da sie beim Einstellen auf die Mitte bereits undeutlich werden. Beim Falten des Moosblattes und beim Einstellen auf den Faltenbug sieht man viele Kriställchen dem Blatt außen aufsitzen. Ein Teil oder alle Kriställchen liegen also nicht in den Zellen des Moosblattes, son-

dern sitzen diesem außen auf. Die Flächenansicht lehrt aber, daß sie stets in deutlich umschriebenen Ansammlungen über dem Lumen der Zellen liegen, nie über den vertikalen Zellwänden oder regellos an der Blattoberfläche verteilt. Man kann sich vorstellen, daß aus dem Zellinhalt Kalksalze der umgebenden Oxalatlösung entgegendiffundieren und bei Berührung mit dieser die Kristallhäufchen erzeugen.

Mnium-Pflänzchen, die während 6—8 Tagen in einer 7,5 %igen Rohrzuckerlösung (ohne K-Oxalat) verblieben waren, besaßen gesundes Aussehen. Mit Jod ließ sich reichlich Stärke nachweisen. Plasmolyse war nicht eingetreten; sie ließ sich aber an 8 Tage hindurch in der Lösung gehaltenen Blättchen mit 10 %iger K-Salpeterlösung vornehmen. Nach 14tägigem Aufenthalt in dieser Zuckerlösung starben die älteren Blätter unter Bräunung ab, währenddessen die Gipfelknospe austrieb und grüne Blättchen bildete; auch neue Rhizoide wuchsen hervor. Kriställchen sind an den Objekten in reiner Zuckerlösung nie gesehen worden.

Fumaria. Die Widerstandsfähigkeit gegen die Giftwirkung des K-Oxalats ist weit größer als bei *Mnium*. Ich sah Pflänzchen, die 8, 13 und 15 Tage lang in 5 ‰ K-Oxalat (+ 5 % Rohrzucker) verweilt hatten und lebendig waren; nach 15tägiger Einwirkung war zwar der Inhalt einzelner Zellen kontrahiert, und ein ähnliches Bild zeigten Blättchen, die 21 Tage hindurch einer 2 ‰-Lösung ausgesetzt waren und jedenfalls lebende Zellen aufwiesen.

Kalziumoxalatkristalle fehlten diesen Objekten oder waren doch viel spärlicher vertreten als bei *Mnium;* wo vorhanden sitzen sie den Blättchen außen auf, sie sind nicht in den Zellen anzutreffen. Solche Kriställchen fand ich an Objekten, die 8 Tage lang in K-Oxalat von 1 ‰, 2 ‰, 3 ‰ (+ 5 % Rohrz.) verweilt hatten.

II. *Elodea densa*.

Blätter in Lösungen von 1 ‰ und 2 ‰ K-Oxalat (+ 5 % Rohrz.) wurden 7 Tage hindurch beobachtet. Eine Schädigung der Blättchen war nicht zu bemerken; Plasmarotation konnte festgestellt werden. 3 ‰ und 4 ‰ wurden nach 2 Tagen der Einwirkung noch ertragen; darüber hinaus dürften diese Lösungen die Zellen schädigen und den Tod herbeiführen. 5 ‰ tötet die meisten Zellen schon nach 1 Tag: der Zellinhalt kontrahiert sich; nach 2, 4 und 6 Tagen war alles abgestorben. Bei Verwendung der Lösungen 3 ‰, 4 ‰, 5 ‰ wurde niemals Plasmarotation beobachtet.

Blättchen, die einen Tag in einer 2 ‰-Lösung von Ammonoxalat (+ 5 % Rohrzucker) zugebracht hatten, lebten; nach 4 Tagen waren sie ohne Turgor und abgestorben. 1 ‰ wird nach 4tägiger Einwirkung vertragen: der Turgor bleibt bestehen. Plasmarotation konnte aber in NH_4-Oxalat nie gesehen werden.

Blättchen, die 2 Tage hindurch in 7,5 % Rohrzucker (ohne Oxa-

lat) verweilt hatten, zeigten sehr lebhafte Plasmarotation und keine Kristallbildung.

Das Kalziumoxalat tritt bei *Elodea* infolge der Behandlung mit gelösten Oxalaten in zwei Formen auf: 1. als aus winzigen Kriställchen, die bei gekreuzten Nicols aufleuchten, bestehender Kristallsand und 2. als sehr deutlich ausgebildete Oktaëder („Brief-Kouverts"). Beide Modifikationen sind an den Objekten nebeneinander vorhanden. Nur Spuren von Kristallbildung zeigten sich bei 5‰ K-Oxalat. An den Objekten der anderen Lösungen ließ sich ein bald größerer bald geringerer Reichtum an Kalziumoxalat feststellen.

Die „Brief-Kouverts" liegen immer an der Oberfläche der Blättchen, nie im Inneren der Zellen. Bevorzugt ist hierbei entschieden die großzellige Oberseite, wie das übereinstimmende Verhalten der Objekte in 1‰ (bis 7 Tage), 3‰ (2 Tage), 4‰ (2 Tage) beweist. Die Brief-Kouverts treten oft in großer Menge nebeneinander auf, so mitunter in der Nähe der Blattspitze. Sie waren an den mit Ammonoxalat behandelten Objekten nicht auffindbar.

Der Kristallsand verschwindet nicht beim Erhitzen und in Essigsäure, wohl aber in Salzsäure. Er ist in einzelnen Fällen sicherlich in den Zellen eingeschlossen, so z. B. in den Zellen der Blattoberseite von Objekten mit einer 7tägigen Einwirkung von 2‰ K-Oxalat. — Größere Kriställchen sind in anderen Fällen auf oder in den Zellen der Blattunterseite (kleinzellig) zu sehen. — Diese Form des Kalziumoxalats wurde noch beobachtet bei *Elodea*-Blättchen der Lösungen: K-Oxalat 1‰, 3‰, 4‰; NH_4-Oxalat 2‰ (1 Tag).

III. *Nasturtium* (und *Ceratophyllum*).

Lösungen des K-Oxalats von 1‰ und 2‰ (+ 5% Rohrz.) wurden bei *Nasturtium* von den unzerschnittenen Fliederblättchen sowie von Schnitten (Blatt quer; Blattstiel längs und Epidermis davon abgezogen) gut ertragen während 3tägiger Beobachtung. Gleichprozentige NH_4-Oxalatlösungen können in derselben Zeit töten: Die Fliederblättchen waren ohne Turgor, doch noch grün; in reinem Leitungswasser erholten sie sich nicht wieder. Indes sind auch lebende unzerschnittene Fiedern gesehen worden, die 7 Tage lang in 1‰ NH_4-Oxalat gelegen hatten; die Schnitte hatte diese Lösung dagegen getötet.

Die Empfindlichkeit von *Ceratophyllum*, das denselben K-Oxalatlösungen ausgesetzt war (intakte Blättchen und Querschnitte davon) dürfte der von *Nasturtium* gleichkommen.

Höher konzentrierte Lösungen sind nicht versucht worden.

Kriställchen von Kalziumoxalat waren in den mit K-Oxalat behandelten Objekten wahrnehmbar. Sie sind, ähnlich den an früheren Objekten gesehenen, von ovalem Umriß und leuchten zwischen gekreuzten Nicols weißlich und gelblich auf. Besonders günstig dafür ist die Blatt-

stielepidermis. Doch treten sie auch im Assimilationsgewebe der Schnitte auf. — *Ceratophyllum* verhält sich analog: Schnitte, die 11 Tage lang in 2 ‰ K-Oxalat verblieben waren, ließen außen viele Kriställchen erkennen.

IV. *Moosprotonema.*

Die mit NH_4-Oxalat von 1 ‰ und 2 ‰ (+ 5 % Rohrzucker) behandelten Protonemen erwiesen sich als sehr widerstandsfähig: Sie zeigten in beiden Lösungen während einer Beobachtungsdauer von 14 Tagen kein Anzeichen der Schädigung, waren von frischgrüner Farbe und turgeszent.

Kristallbildung war an den Protonomen niemals erfolgt.

V. *Vaucheria.*

Die untersuchte Spezies scheint gegen K-Oxalat sehr resistent zu sein: Ich fand lebende Schläuche in 2 ‰-Lösung (+ 20 % Rohrzucker), worin sie 31 Tage hindurch zugebracht hatten. Der hohe Zuckergehalt der Lösung rief in einigen Schläuchen Plasmolyse hervor.

In 1 ‰ (ohne Zuckerzusatz) und 2 ‰ K-Oxalat (+ 20 % Rohrzucker) gehaltene Schläuche führten Oktaëder („Brief-Kouverts"), die jenen außen aufsitzen, doch vielleicht auch im Protoplasma zu finden sind. (Einzelbeobachtungen am Material nach 1, 3, 4, 31 Tagen der Kultur.)

VI. *Spirogyra.*

Die untersuchte Spezies zeigte bereits am unbehandelten Material kreuzförmige Kristalle von Kalziumoxalat. Gelingt es, diesen Kristallgehalt durch Kultur in Kaliumoxalatlösung zu beeinflussen? — Es wurde dazu eine Lösung von 1 ‰ mit 10 % Rohrzucker verwendet.

In einem Falle, nach 1tägiger Einwirkung, sahen die Zellen teilweise normal aus und zeigten bisweilen Plasmolyse; in anderen Zellen war der Protoplast pathologisch verändert. Dabei waren die Kristallkreuze in allen Fäden zumeist verschwunden. Eine andere Beobachtung an 3tägig behandelten Fäden ergab als Befund: Schwache Plasmolyse; im Protoplasten viele kreuzförmige Kristalle, viel mehr als an unbehandelten Objekten. Es dürfte eine Anhäufung, Vermehrung des Kalziumoxalats vorliegen, wie sie auch von Migula und Loew (l. c.) bei *Spirogyra* erzielt wurde. — Die Untersuchung von 4tägig behandeltem Material ergab dieselbe wie die des 3tägigen. Die Kristallkreuze liegen in den plasmolysierten Zellen stets im Protoplasten, nie außerhalb von diesem und nie an der Membran.

C. Zusammenfassung der Ergebnisse und Erklärungsversuch.

Empfindlichkeit gegen Oxalatlösungen. Ammonoxalat hat, wo es verwendet wurde, giftiger gewirkt als Kaliumoxalat,

wie dies zu erwarten war, da gleichprozentige Lösungen dieser Salze, was ihren Oxalatgehalt betrifft, nicht äquivalent sind. Die Objekte sind deutlich verschieden hinsichtlich ihrer Resistenz gegen die giftigen Oxalate: *Vaucheria*, *Moosprotonema*, *Funaria* (Blatt) sind wesentlich resistenter als *Spirogyra*, *Mnium*, *Elodea*, *Ceratophyllum*, *Nasturtium*.

Kristallbildung. Es gelingt, einige Objekte zur Bildung von normalerweise nicht vorhandenem Kalziumoxalat zu veranlassen, das entweder den Objekten äußerlich aufsitzt oder innerhalb der Zellen erscheint. Hierher gehören: *Mnium*, *Funaria*, *Elodea*, *Nasturtium*, *Ceratophyllum*, *Vaucheria*. Kristallbildung ließ sich nicht erzielen bei Moosprotonemen. — Eine Anreicherung von primär vorhandenem Kalziumoxalat kann bei *Spirogyra* erfolgt sein.

In allen Fällen, wo durch die Behandlung mit gelöstem Oxalat die Objekte zur Bildung oder Anreicherung von Kalziumoxalat veranlaßt werden, ist vorauszusetzen, daß Kalziumsalze gelöst in den Zellen der Pflanze vorhanden sind; sie müssen sich mit dem gelösten Oxalat entweder innerhalb der Zelle oder außerhalb an der Membran umsetzen. Das Auftreten der Kriställchen an der Oberfläche der Objekte ist durch die Annahme der Sekretion von Kalziumsalzen aus dem Zellinnern wohl zu begreifen. Die regelmäßige Lagerung der Kriställchen streng über der Mitte jeder einzelnen Zelle *(Mnium)* würde jedenfalls damit im Einklang stehen. Dieser Vorgang hat gewisse Ähnlichkeit mit der Kalziumoxalatbildung, wie sie de Bary (l. c.) an Hyphen von *Peziza sclerotiorum* beobachtet hat. Der Unterschied liegt darin, daß die Kalksalze und die Oxalatlöung in beiden Fällen auf entgegengesetzten Seiten der Zellmembran gegeben sind.

Das normale Fehlen von Kristallen des Kalziumoxalats beruht also in den untersuchten Fällen auf dem Nichtvorhandensein der Oxalsäure, nicht dem des Kalziums[1]). Die gelösten Kalksalze der Zellen scheinen in den Versuchen die Aufgabe zu erfüllen, das giftige Oxalat in unlöslicher Form festzulegen. In diesem Sinne sagt Pfeffer allgemein über die Neutralisation von Giftwirkungen durch die Zelle: „In Hinsicht auf das gesamte selbstregulatorische Walten im Organismus ist aber nicht zu bezweifeln, daß in bestimmten Fällen auch Reaktionen erweckt werden, die auf die Festlegung oder Beseitigung des Giftes abzielen“ (1904, 347).

Unter diesem Gesichtspunkt wird es vielleicht verständlich, daß Moosprotonomen und *Funaria*-Blättchen, die sich lange Zeit hindurch als sehr resistent erwiesen haben, nicht oder nur zu schwacher Kalziumoxalatbildung zu bringen sind. Für diese kann das Oxalat an

1) Kalksalze ließen sich im herausgepreßten Zellinhalt von *Vaucheria* und *Phycomyces* mittels 2%iger Lösung von Ammonoxalat als Kalziumoxalat ausfällen und durch nachfolgende Behandlung desselben mit Schwefelsäure bei Zusatz eines Tropfens Alkohol an dem Aufschießen charakteristischer Gipsnadeln erkennen.

und für sich weniger giftig sein als für die anderen Objekte, — oder sie schützen sich gegen das Eindringen des Giftes in die Zellen auf eine nicht näher angebbare Weise (eventuell impermeable Plasmahaut). Die Anreicherung des Kalziumoxalats in der sehr empfindlichen *Spirogyra* wäre umgekehrt durch jene Vorstellung ebenfalls begreiflich gemacht.

Daß in diesen Versuchen die Bildung des kristallinen Kalziumoxalats ein mit dem lebenden Zustand der Zelle verknüpfter Vorgang ist, geht deutlich daraus hervor, daß Objekte, die durch Giftwirkung sichtlich geschädigt waren, nur unbedeutende oder keine Kristallbildung aufzuweisen hatten.

Literatur.

Bassalik, K., Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 53. 1914.
Benecke, W., Botan. Zeitung 61. 1903.
De Bary, A., Botan. Zeitung 44. 1886.
Loew, O., Biolog. Zentralblatt Bd. 11. 1891.
— Flora 1892.
— Ein natürliches System der Giftwirkungen. München 1893.
Migula, W., Über den Einfluß stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. Diss. Breslau 1888.
Patschovsky, N., Ber. d. Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. XXXVI, H. 9. 1919.
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Bd. II, 2. Aufl. 1904.
Schimper, A. F. W., Flora 1890.
Wehmer, C., Botan. Zeitung 49. 1891.

Der Akademiestreit im Jahre 1830, der niemals enden wird.

Berichtigungen zur Arbeit von Prof. Dr. W. Lubosch, Biol. Zentralbl. Bd 38 Nr. 9 und 10.

Von **J. H. F. Kohlbrugge.**

Aus der Einleitung zu meiner Arbeit über Goethe[1]) als Naturforscher geht deutlich hervor, daß ich mich seit Jahren mit der Geschichte der Evolutionstheorie befasse und daß genannte Schrift als ein daraus losgelöstes, weiter ausgearbeites Kapitel zu betrachten sei. Die Gründe, welche mich zu dieser Loslösung bestimmt hatten, wurden dort näher angegeben. Ein Hauptgrund mich speziell mit Goethe zu beschäftigen, war dieser, daß in vielen deutschen historischen Arbeiten Goethe eine Stellung in der Geschichte der Naturwissenschaft zugewiesen wird, die, wenn sie richtig ist, ihn als Urquell moderner Auffassung erweist. Ist dies richtig, dann wird die historische Forschung dadurch sehr vereinfacht, ist sie unrichtig, dann wird dadurch das Verdienst anderer Forscher, Goethe zu Liebe, geschmälert oder verkannt. Darum hatte ich mich nicht mit Goethe

1) Historisch-Kritische Studien über Goethe als Naturforscher. Würzburg 1913.

in erster Linie sondern mit seinen Bewunderern auseinander zu setzen und das ist in der genannten Schrift geschehen.

Meine historischen Studien brachten mir die Überzeugung, daß obengenannte deutsche Auffassung (man findet sie niemals bei nicht Deutschen) unrichtig sei und so wurde ich in eine Oppositionsstellung gedrängt und dann geschieht es allerdings leicht, daß man zu weit geht, ganz wie Cuvier (im Akademiestreit von 1830) in seiner Opposition gegen Geoffroy zu weit ging, so daß Geoffroy schließlich Cuvier durch einen Hinweis auf seine eigenen Arbeiten hätte zurückweisen können. Da mir nun wohl bewußt war, daß man Goethe, den man so gern als den „Genius, den Heros, den Olympier" auffaßt, in Deutschland nur zu bewundern wünscht, so konnte ich auch nichts anderes erwarten, als daß meine Schrift auf Widerstand stoßen würde.

Diesen brachte nun die inhaltsreiche, tief durchdachte Arbeit von Lubosch, die in den Augen des neutralen Ausländers eben wieder den Fehler einer unumschränkten Goetheverehrung zeigt. Man findet sie namentlich auf den Seiten 371—376. Sie kulminiert in dem Satze, der zur Verteidigung Goethes verfaßt wurde: „Wann wäre es je die Pflicht des Genius gewesen, die Mitwelt in ihren törichten Mißverständnissen zu korrigieren".

Besonders feiert Lubosch Goethe als Begründer der Homologielehre, die er schon 1790 aufgestellt haben soll (S. 361, 377.). Ich würde mich nun, in ähnlicher Weise, wie ich dies für das Os intermaxillare getan habe, daran machen müssen, die ganze Vor-Goethesche Literatur zu durchforschen um festzustellen ob dies richtig ist und es wäre sehr wohl möglich, daß sich bei Buffon, Vicq d'Azyr, Daubenton, Camper u. a. Äußerungen fänden, die den gleichen Sinn haben als Goethe's hierauf sich beziehende Worte. So viel steht jedenfalls jetzt schon fest, daß die Arbeiten von den genannten Forschern schließlich zum Homologiebegriff führen mußten. Ich will mich aber nicht noch einmal in die Oppositionsstellung drängen lassen, deren schwache Seite mir besonders in diesem Falle (in Bezug auf Goethe) nicht nur wohl bewußt, sondern außerdem schmerzlich ist. Lieber beschränke ich mich auf folgende Bemerkungen:

Wenn man bei einem Schriftsteller alter Zeit (in der man das Philosophieren so liebte) Gedanken ausgräbt, die den neuen ähnlich sind, hat man dann das Recht, solchen Autor als Begründer der neuen Lehre zu feiern? Erstens könnte es doch sein, daß sich bei einem noch älteren Forscher auch ähnliches findet. Zweitens genügt es doch nicht, einen glücklichen Gedanken zu haben, sondern man soll ihn durchführen, anwenden, mit vielen Beispielen belegen. Drittens, und das ist die Hauptsache, soll man nachweisen, daß dieser glückliche Gedanke nun auch von den Zeitgenossen anerkannt wurde, daß er also die Wissenschaft befruchtete und außerdem, daß

die Befruchtung auch nur von dem betreffenden Autor ausging. Angenommen es sei richtig, daß Goethe viele moderne Anschauungen auf vergleichend anatomischem, botanischem und geologischem Gebiet aus sich heraus bildete, so hat doch noch keiner seiner Bewunderer der letzt genannten Forderung genügt, keiner hat die Auffassung widerlegt, daß Goethe's naturwissenschaftliche Arbeiten nur wenig Einfluß auf die Entwicklung der Naturwissenschaft im modernen Sinne gehabt haben. Die Bewunderung Goethe's als Naturforscher hat, soweit ich sehe, erst gegen 1860 oder noch später eingesetzt. So hat auch niemand, so weit ich weiß, sich auf ihn bei der Ausbildung des Homologiebegriffs berufen.

Die Beschuldigung, daß ich in der Opposition zu weit ging, scheint besonders berechtigt in meiner Beurteilung Geoffroy's, trotzdem muß ich sie hier zurück weisen. Meine Schrift war eben nur ein losgelöstes Kapitel und darum war ich nicht verpflichtet, den ganzen Geoffroy zu betrachten. Da aus nichts hervorging, daß Goethe die vor 1820 erschienenen Arbeiten Geoffroy's kannte (sie finden sich weder in Goethe's Bibliothek noch in seinem Verzeichnis entliehener Bücher), da weiter Cuvier und Geoffroy früher immer als Freunde zusammengearbeitet hatten, sodaß deren Antagonismus nicht auf älteren Arbeiten beruhen konnte, so durfte ich diese zur Seite lassen. Natürlich gehört zu meiner Sammlung ein apartes Portefeuille Geoffroy's, in dem alles über diesen Autor zusammengetragen wurde, und wenn ich je dazu komme auch diese auszuarbeiten, werde ich ihm als Forscher vielleicht nicht weniger Lob spenden wie Lubosch. In meiner Schrift über Goethe brauchte ich darauf nicht einzugehen.

Geoffroy zeigt nämlich um 1818—1819 eine Änderung seiner Arbeitsmethode, aus dem früher hochstehenden Forscher wurde ein Phantast. Darüber liest man in der Isis 1819 (S. 1353): „Wir wissen nicht recht woran wir mit Geoffroy sind. Dieser geistvolle Naturforscher Frankreichs, der in allen bisherigen Arbeiten so kurz und bestimmt sprach, nimmt den französischen plauderhaften Stil an und will durch Wortschwall die anatomischen Teile beweisen, die für sich so kurz und bündig sprechen und nur klar sind durch Kürze. Durch das viele Reden hat sich Geoffroy selbst manche sonderbare Meinung angeredet, die er vergeblich durch die vielen neuen Zeichnungen zu stützen sucht". Bojanus schrieb dann (1819 S. 1360). „Und wenn ich erwäge, daß von Geoffroy's Verfahren (das man dem Drehen eines Glücksrades vergleichen darf) wenig zu hoffen ist". In meiner Goethe-Arbeit wies ich dann darauf hin, daß die Umwandlung bei Geoffroy wohl dem Einfluß der Naturphilosophie zuzuschreiben sei. Nur mit dem umgewandelten Geoffroy hatte ich mich zu befassen. Da nun Lubosch, um ihn gegen meine Auffassung zu verteidigen, besonders auf die Arbeiten

vor dieser Umwandlung eingeht, so mußte daraus natürlich ein ungeheurer Gegensatz entstehen. Weiter habe ich mich in meiner Arbeit im Text und in den Noten mit dem Charakter Geoffroy's befaßt und wer die dort gebrachten Tatsachen zusammenstellt, wird wohl, wie ich einen ungünstigen, widerwärtigen Eindruck vom Charakter dieses Gelehrten bekommen. Lubosch geht darauf einfach nicht ein, ich ging unwillkürlich immer von dem Bilde aus, welches ich mir aus diesen Tatsachen entworfen hatte. Beweisen läßt sich dann nicht jeder Satz (auch Lubosch tut dies für Goethe nicht), aber es fragt sich, stimmt meine Auffassung zu dem Charakter des Mannes? Schließlich will ich noch hinzufügen, daß wer Geoffroy als Ganzes studieren will, im Jardin des plantes in Paris arbeiten muß, denn nur dort findet man seine unzähligen Arbeiten. Da ich viel in der Richtung tat, so kann ich versichern, daß die Arbeit sich lohnen würde, wenn nicht für die Naturwissenschaft, so doch für die Neuropathologie.

Geradezu ungerecht wird Lubosch, wenn er behauptet, daß ich der Meinung sei, daß Geoffroy sich „lediglich" (Anm. 363) oder „nur" (S. 399) Cuvier'scher Forschungen zu seinen Spekulationen bedient habe. Das ist mir niemals eingefallen. Wie Lubosch durch seine Opposition in Bezug auf Geoffroy gegen mich zu weit geht, so gilt allerdings gleiches von den mündlichen Äußerungen Cuvier's während des Streites. Wenn man aber Cuvier's Stellung zu den von Geoffroy aufgestellten Theorien richtig beurteilen will, dann muß man im Institut de France den Fonds Cuvier durcharbeiten. Denn da Cuvier bald nach dem Streite starb, so kam er nicht dazu sein darüber handelndes Buch zu vollenden, während Geoffroy noch viele Jahre weiter publizieren konnte und dabei immer wieder auf den Streit zurückkam. Das hat Lubosch nicht beachtet und außerdem kehrt Lubosch zu einer alten, ungerechtfertigten Beschuldigung zurück, wenn er behauptete, daß Cuvier auf die Kombination der Tatsachen verzichtete (S. 363). Ich wies dies in meiner Anm. 37 S. 101 zurück. Weil ich mich kurz fassen muß, erwähne ich hier nur Cuvier's „principe de la subordination des charactères" als Beweis wie er kombinierte. Lubosch scheint allerdings von Cuvier's Gesetzen nur das der Erdkatastrophen und Tierwanderungen zu kennen, wobei er unbeachtet läßt, daß Cuvier sich zwar wohl gelegentlich für die Erdkatastrophen ausgesprochen hat, daß diese Lehre aber von ganz anderen Forschern ausging und in anderen ihre wirklichen prinzipiellen Verteidiger fand. Leider kann ich an dieser Stelle nicht weiter darauf eingehen, da die Redaktion verlangt, daß ich mich kurz fassen soll. Ebenso unberechtigt ist es auch, Cuvier's Typenlehre als abgetan zu betrachten (S. 442), darüber möge man Rádl (S. 282 und 338) nachlesen. Da Lubosch so tief

auf Geoffroy und sein Verdienst eingeht und Cuvier nur in Bezug auf den Streit in Betracht nimmt, so wird er schon hierdurch ungerecht gegen Cuvier. In Bezug auf Lamarck wiederholt er die längst wiederlegte Behauptung[2]), daß dessen Theorie in seiner Zeit und später völlig vergessen worden sei (S. 367).

Die Differenz beruht aber besonders darauf, daß Lubosch auf einem ganz anderen Standpunkt steht wie ich und dann sieht man die Dinge eben anders. Dies ist der Fall erstens in der Wertschätzung Goethe's als Naturforscher, was schon erwähnt wurde, zweitens in Bezug auf den Streit in der Akademie. Von diesem behauptet er (S. 381): „Denn der vergleichend-anatomischen Methode, d. h. der Vergleichenden Anatomie selbst als Wissenschaft ihr Recht zu erkämpfen, darum handelte es sich letzten Endes in dem Akadamiestreit im Jahre 1830". Ich glaube wer Cuvier's vergl. anat. Arbeiten und die der deutschen Anatomen vor dem Jahre 1830 studiert hat, der wird zugeben müssen, dass es gar nicht mehr nötig war, der vergleichenden Anatomie als Wissenschaft ihr Recht zu erkämpfen. Der Streit in der Akademie drehte sich einfach um die Frage, ob die Naturphilosophie mit ihren uferlosen Vergleichungen und Vergeistlichungen die vergleichende Anatomie beherrschen solle oder nicht. Goethe (Geoffroy) wollte sie eben in den Dienst der Naturphilosophie stellen, wie seine von mir (S. 94) zitierten Worte an Soret zeigen, die seine Methode zu der Zeit charakterisieren. Der Gedanke, daß sich der Streit einfach um die Frage dreht, ob die Tunikaten gefaltete Wirbeltiere seien (den Lubosch mir zuschreibt) (S. 382), ist damit gleichzeitig zurückgewiesen. Wenn ich von Geoffroy behauptete, daß sein Standpunkt von niemand mehr geteilt werde, so meine ich natürlich nicht seine Homologienlehre u. s. w. sondern seine naturphilosophischen Spekulationen und sprungartigen Vergleichungen. Drittens: Lubosch verhält sich ganz anders zu Hypothesen und philosophischen Spekulationen im allgemeinen. Das zeigt sich, wenn er Lamarck's Einteilung in wirbellose und Wirbeltiere schädlich nennt (S. 426), wenn er die Gastraeatheorie bewundert (S. 365), durch welche die Lehre von der Unité de plan bewiesen sei, in seinen Betrachtungen über die Archipterygiumtheorie (S. 466 ff.) und an anderen Stellen. Natürlich sehe ich ein, daß wir ohne Arbeitshypothesen nicht weiter kommen, sie sind also nötig. Soweit sie sich nicht zu weit von den Tatsachen entfernen, sympathisiere ich mit ihnen. Werden sie aber wilde Spekulationen oder werden sie auf andere Theorien aufgebaut, etwa auf Spinozistische, Darwinistische und andere, sodaß die eine Hypothese sich immerfort auf die andere häuft, wodurch das Bild der umgekehrten Pyramide entsteht, die nur mit einer kleinen Spitze auf festem Boden ruht, während das Ganze in der Luft

2) J. B. de Lamarck und der Einfluß seiner Deszendenztheorie von 1809—1859. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie 1914 S. 191—206.

schwebt, dann fühle ich mich abgestoßen. Darum sympathisiere ich mit Cuvier oder O. Hertwig und stößt die Naturphilosophie und der Darwinismus mich zurück. Ebenso arbeitet der eine lieber induktiv, der andere deduktiv, wenn auch ein jeder beides tut. Das ist eben Charaktersache. Nun ist eine Grenzlinie zwischen berechtigter Hypothese und Spekulation nicht zu ziehen, darum ist es eben so schwer, wo solche Gegensätze aufeinanderstoßen wie im Jahre 1830, ein Urteil zu fällen. Weil es Charaktersache ist, weil es wie Oswald sagt, Romantiker und Klassiker in der Naturwissenschaft giebt, darum wird die Beurteilung je nach dem eigenen Charakter eine andere sein müssen. Darum wird der Streit von 1830 niemals enden, das hat Goethe schon richtig erkannt und hier schloß und schließe ich mich ganz an ihn an. Die in vieler Hinsicht so schöne Arbeit von Lubosch hat diese Wahrheit aufs neue illustriert. —

Utrecht, 10. April 1919.

Das Puppenhäuschen der Honigbiene.

Von **Ludwig Arnhart.**

(Aus dem Laboratorium der ersten österreichischen Imkerschule in Wien.)

„Zeitschrift für angewandte Entomologie". Bd. 5. S. 231.

Es ist allgemein bekannt, daß die „Waben" des Bienenstockes nicht nur zum Aufbewahren des Honigs und des Blütenstaubes, sondern auch zum Ausbrüten der Bienenlarven dienen. Während in den dicht aneinanderliegenden sechsseitigen Zellen die Arbeiter und Drohnen — erstere in den engeren, letztere in den weiteren — erbrütet werden, werden die Königinnen in noch größeren, birnförmigen, meist an den Rändern der Waben stehenden sogenannten „Weiselwiegen" erbrütet. In der natürlichen Lage liegen die ersteren Zellen horizontal, die letzteren vertikal. Letztere werden nur zeitweilig erbaut und, nachdem sie leer geworden, wieder abgetragen; der Laie bekommt sie demnach selten zu sehen.

Gestützt auf Swammerdam hat man nun bisher angenommen, daß die Bienen sich vor dem Verpuppen in einem in einem Zuge gesponnenen „Kokon" einspinnen. Allerdings war es schon diesem Forscher aufgefallen, daß der Kokon aus zwei augenfällig verschiedenen Substanzen, einer strukturlosen, farblosen, durchsichtigen Haut und einem gelben, seidenartigen, wirklichen Gespinst bestehe. Die Haut liegt so eng an den Zellwänden, die sie auskleidet, an, daß sie mechanisch nur schwer und nie ganz von denselben zu trennen ist; das Gespinst liegt nur an der Mündung der Zelle, sozusagen nur als Deckel der Zellhöhle unter einem porösen Deckel aus Wachs, Pollen und abgebissenen Häuten alter Zellauskleidungen

gemengt, den die Arbeitsbienen des Stockes vor dem Kokonspinnen über die Zellöffnung legen. Das Kokonspinnen ist also von außen nicht zu beobachten. V. Buttel-Reepen fand, daß man es wenigstens teilweise, beim Abheben beider Deckel, wenn der Gespinstdeckel noch nicht vollendet ist, sehen kann. Swammerdam wußte sich da zu helfen. Er erklärte: Wenn die Bienenlarve die Wachszellenwände auskleide, ist das Spinndrüsensekret mehr leimigt, dagegen beim Spinnen des Deckels mehr drähtig. Wäre dem so, so müßte die Haut eben auch gelb und nicht farblos sein. V. Buttel-Reepen, der sich in letzterer Zeit mit der Sache eingehender beschäftigt, war mit den bisherigen Ergebnissen auch nicht mehr zufrieden. In seiner letzten Arbeit „Beiträge zur Physiologie, Biologie und Psychologie der Honigbiene" („*Apis*" *mellifica* L.) Naturw. Wochenschr. 1918 bezeichnet er den Sachverhalt als „noch nicht sichergestellt".

Zu alledem kam nun noch die Entdeckung Fr. Huber's, daß die Königin nur einen ihre Zellöffnung abschließenden „Halbkokon" spinne; derselbe ist Gespinstdeckel und läuft dann an der Seitenwand die Zellverjüngung herab. Die Fäden dieses Gespinstes sind viel dicker als die des Gespinstes der Arbeitsbiene und Drohne und dann sind sie braun und nicht gelb wie diese.

Meine diesbezüglichen Untersuchungen führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Die Bienenlarven sondern an ihrer Hautoberfläche in der Jugend mehr, im Alter weniger dickflüssiges Chitin ab. Da die Larven der Arbeitsbienen und Drohnen auf dem Zellboden kipfelförmig gekrümmt liegen und sich fortwährend mit dem Kopfe voraus in einem Kreise, dessen Peripherie durch ihren eignen Körper geht, bewegen, wird dieses Chitin auf den Boden und die inneren Teile der Seitenwände der Zellen gestrichen. Hier erhärtet es sich zu Häuten. Während der ersten Larvenzeit erreicht der Rücken der Larve die Seitenwände nicht. Es wird demnach die am Boden abgeschmierte Chitinmenge reichlicher sein als die an den Seiten. Vor dem Verpuppen richten sich diese Larven in ihren Zellen auf und kommen so mit den äußeren Teilen der Seitenwände in Berührung, die zur Öffnung zu liegen. Zu dieser Zeit ist aber — es geht gegen das Ende der Larvenzeit! — die Chitinabsonderung schon eine geringe. Wir finden so noch vor dem Verpuppen und auch noch vor dem „Spinnen" die Auskleidung der Wachszellen mit einer strukturlosen Haut, die am Boden dick, gegen die Deckfläche zu dünn ist, fertig. Will man sich davon überzeugen, so wähle man Waben, die zum ersten Male bebrütet sind, denn die Bienen verwenden die Wachszellen mehrere Male — bis 30 mal — zum Brüten und lassen dabei die Häute, die sie schwer abtragen können, in den Zellen. Je öfter eine Wabe bebrütet wurde, mit um so mehr dicht aneinanderliegenden Häuten ist sie ausgekleidet.

Die strukturlose Haut des Puppenhäuschens der Honigbiene ist demnach ein Produkt der Chitinabsonderung ihres Körpers.

2. Nach dem Aufrichten in den Zellen, das erst nach dem Verdeckeln durch die Arbeitsbienen stattfindet, entleeren die Larven ihren Darm und spinnen die Deckel über ihren Zellen. Zu dieser Zeit erst ist, wie schon Swammerdam nachwies, in den Spinndrüsen das fadenziehende Sekret zu finden. Es sieht auch unter dem Mikroskop gelb aus und ist in der sonst ziemlich farblosen Drüse leicht festzustellen. Die Hauptmasse des Gespinstes ist vorwiegend Deckel; es greift aber auch auf die Seitenwände über und einzelne Fäden gehen, wie schon v. Buttel-Reepen gefunden, bis tief an denselben herab. Trotz neuerlicher Untersuchung konnte ich die Larven wohl umgebogen, den Rücken der Zellöffnung zugekehrt, aber niemals so wie es v. Buttel-Reepen gesehen, daß der After der Zellöffnung zugekehrt ist, beobachten.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich demnach, daß der sogenannte Kokon nur zum Teil ein Produkt der Spinndrüsen ist. Deshalb nenne ich diese äußere Puppenhülle — als innere wäre die zu bezeichnen, die die ausschlüpfenden Insekten sprengen müssen, die ihnen enge angelegen sind, das oft sogenannte Puppenhemd — Puppenhäuschen.

3. Während des Spinnens drehen sich die Larven in den Zellen und schmieren dabei ihre vorher abgegebenen Exkremene in die Ecken und Kanten des Zellbodens und in die unteren Teile der Seitenkanten. Man findet sie da mit einer sehr dünnen Chitinschicht überzogen; sie erzeugen, wie schon Leuckart wußte, eine braune Färbung der Haut; diese Färbung geht auch auf das Wachs der Waben über und wird durch oftes Bebrüten der Zellen fast ganz schwarz.

4. Nach dem Spinnen legen die Larven die letzte Larvenhäutung ab und werden zu Puppen. Diese Larvenhaut enthält auch die Haupttracheen der Larve und liegt als weißes Häutchen, an dem man die Tracheen sehr schön als weiße Fäden sieht, am Zellboden.

Nun können wir auch das eigentümliche Verhalten des Königinpuppenhäuschens erklären. Die Larven der Königinnen liegen nicht direkt am Zellboden, sondern auf einer dicken Schicht Futtersaft, den die Arbeitsbienen vor der Entwicklung des Eies auf den Zellboden getragen hatten. Die Zelle selbst ist von so großem Durchmessser, daß die Larve gar nicht mit der Zellwand in Berührung kommen und deshalb auch nicht das von ihrer Körperhaut abgesonderte Chitin an dieser abstreifen kann. Erst beim Aufrichten, also unmittelbar vor dem Spinnen, ist dies möglich. Man sieht also: Bei der Königin kann der gegen den Boden der Zelle zu liegende Teil des Puppenhäuschens (die strukturlose Haut) gar nicht zustandekommen. Es kommt eben nur zum Halbkokon.

5. Interessant ist auch das Puppenhäuschen in den „Nachschaffungszellen". So nennt man die Weiselwiegen, die die Arbeitsbienen über noch unverdeckelter Arbeiterbrut, also auf der breiten Wabenfläche aufbauen. Geht nämlich die Königin zugrunde oder wird sie aus irgendeinem Grunde unbrauchbar, so füttern die Bienen noch nicht verdeckelte Arbeiterbrut in den Nachschaffungszellen mit königlichem Futterbrei und erhalten so Königinnen. In diesem Falle ist der schon vor dem Anbau der Nachschaffungszellen gebildete Teil der Haut des Puppenhäuschens mit dem später erzeugten Halbkokon vorhanden. Je nach dem Zeitpunkte des Ansetzens der Nachschaffungszellen sind diese unteren Teile größer oder kleiner. So wurden sie auch in Jungfern-Nachschaffungszellen vorgefunden. Es entsteht nun die Frage: Hat nur die Honigbiene ein derartiges Puppenhäuschen und entsteht es auch nur bei ihr auf die vorstehend geschilderte Art?

6. Ich habe zur Beantwortung dieser Frage zunächst die Puppenhäuschen der nächsten Verwandten der Honigbiene untersucht: *Bombus*, *Melipona* und *Crabro*. Bei allen konnte ich die strukturlose Haut und das Gespinst sehr leicht nachweisen. Die Honigbiene ist aber allen gegenüber dadurch diesbezüglich ausgezeichnet, daß bei ihr das Gespinst nur den Deckel des Puppenhäuschens bildet, während es bei den übrigen um das ganze Häuschen reicht.

Es scheint aber, daß diese Art des Puppenhäuschens, wie wir es bei den Apidae finden, auch bei anderen Hymenopteren zu finden ist. So zum Beispiel fand ich es so bei *Polistes*.

Sehr interessant wäre es, diesbezüglich auch bei den anderen sich einspinnenden Insekten, insbesonderes bei den Schmetterlingen Nachschau zu halten.

Über weitere Einzelheiten vergleiche meine Arbeit selbst. An derselben Stelle sind auch noch andere Eigentümlichkeiten der Biene behandelt.

Intersexualität und Geschlechtsbestimmung.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **Richard Goldschmidt.**

(Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem.)

Die Untersuchungen über Intersexualität und Geschlechtsbestimmung, die ich in den letzten 10 Jahren zum Teil unter Mitarbeit der Herrn Dr. Dr. Seiler, Poppelbaum und Machida ausgeführt habe, und über die wir bereits eine Anzahl von Mitteilungen veröffentlichten, sind nunmehr so weit gediehen, daß die behandelten Probleme im wesentlichen als gelöst betrachtet werden können, wenn auch noch manche Einzelheit nachzutragen sein wird, die, hauptsächlich infolge der Zeitumstände, noch nicht ausgearbeitet werden konnte. Da die monographische Veröffentlichung der Resultate wohl noch einige Zeit beanspruchen wird, so seien die Hauptpunkte im voraus in dieser Mitteilung zusammengefaßt. Sie beruhen auf der Zucht von mehr als 75000 Individuen. Die Haupttatsachen sind die folgenden:

Durch Kreuzung verschiedener geographischer Rassen des Schwammspinners *Lymantria dispar* L. kann in völlig regelmäßiger Weise Intersexualität erzielt werden. Als Intersexualität (früher fälschlich dem Gynandromorphismus eingereiht) bezeichnen wir die Erscheinung, daß Individuen eines Geschlechts in bestimmter Weise und Reihenfolge Charaktere des anderen Geschlechts annehmen; je nach dem genetischen Geschlecht, das dem Individuum eigentlich zukommt, reden wir von weiblicher und männlicher Intersexualität. Bei beiden Typen gibt es vollständige Serien, die von gerade beginnender Intersexualität durch alle Stufen hindurch bis zu völliger Umwandlung in das andere Geschlecht führen. Jede Stufe ist typisch und scharf charakterisiert. Die Umwandlung betrifft sämtliche Organe in bestimmter Reihenfolge, sekundäre wie primäre Geschlechtscharaktere. Die Kombination genetischer und entwicklungsphysiologischer Analyse hat die völlige Erklärung des Phänomens wie seine experimentelle Beherrschung ergeben.

1. Genetische Analyse.

AA. Versuche über weibliche Intersexualität.

I. Nach dem Verhalten in Kreuzungen können wir zwei Gruppen von Schwammspinnerrassen unterscheiden, die wir als schwache und starke bezeichnen. Schwache Rassen sind solche, deren Eier, wenn von dem Sperma einer starken Rasse befruchtet, normale Männchen und nur intersexuelle Weibchen irgend einer Stufe liefern. Starke Rassen sind solche, deren Sperma sich wie eben genannt verhält, deren Eier aber, wenn von dem Sperma einer schwachen Rasse befruchtet, normale Nachkommenschaft ergeben. Als schwache

Rassen erwiesen sich bisher alle europäischen und amerikanischen Rassen, sowie die japanischen Rassen, die wir als Rassen Kumamoto, Fukuoka, Kyoto, Hokkaido, Jap Br bezeichnen; als stark erwiesen sich die japanischen Rassen Gifu, Ogi, Saitama, Tokyo, Aomori, jap. x und jap. y.

A. Sämtliche benützten Rassen sind, wenn reingezüchtet, sexuell völlig normal.

B. Sämtliche schwachen Rassen in irgendeiner Richtung untereinander gekreuzt, ergeben niemals weibliche Intersexualität.

C. Sämtliche starken Rassen in irgendeiner Richtung untereinander gekreuzt, ergeben niemals Intersexualität.

D. Sämtliche Kreuzungen von Weibchen der starken Rassen mit Männchen der schwachen Rassen, also die reziproke F_1 der gleich zu nennenden Intersexualitätskreuzungen, ergeben ausnahmslos normale Weibchen.

E. In sämtlichen[1]) Kreuzungen von Weibchen der schwachen Rassen mit Männchen der starken Rassen besteht F_1 aus normalen Männchen und ausschließlich intersexuellen Weibchen irgendeiner Stufe. Als typische Stufen werden unterschieden: 1. Beginnende I. Nur an Fühlern, Flügeln und Kopulationsapparat ist der männliche Einschlag zu merken. Noch fruchtbar. 2. Schwache I. Die gleichen Organe in verstärkter Weise betroffen, aber nicht mehr fähig, Eier zu legen. 3. Mittlere I. desgl. fortschreitend. Ovarien nicht mehr ganz vollständig. 4. Starke I. Alle Organe mehr oder minder betroffen, teils schon ganz männlich. Ovar rudimentär und in Rückbildung. 5. Höchstgradige I. Äußerlich fast männchengleich. Gonade in allen Umwandlungsstadien von Ovar zu Hoden. 6. Geschlechtsumkehr. Alle genetischen Weibchen in Männchen umgewandelt.

Folgende Gesetzmäßigkeiten gelten für diese Kreuzungen:

a) Das Resultat einer bestimmten Rassenkombination ist innerhalb gewisser Variationsgrenzen konstant.

b) Wenn in F_1 weibliche Intersexualität erzielt wird, betrifft sie sämtliche Individuen, die genetisch Weibchen sein sollten. (Nur bei Geschlechtsumkehr kommt eine später zu nennende Ausnahme vor).

c) Innerhalb der Nachkommenschaft eines Elternpaares zeigen die intersexuellen Individuen eine gewisse Fluktuation um ein Mittel herum, die zu den Grenzen der vorhergehenden oder nächstfolgenden Klasse führt.

d) Die extremen Fälle der Intersexualität, sowohl nach der weiblichen wie nach der männlichen Seite hin fluktuieren ins Normale hinüber.

---

1) Siehe später.

e) Die Konstanz des Resultats schließt nicht aus, daß kleine Variationen des Mittelwerts der Intersexualität bei mehreren Zuchten derselben Kombination, auch bei Verwendung von Geschwistern, vorkommen.

f) Ein und dieselbe Rasse von Weibchen ergibt, wenn mit verschiedenen Rassen von Männchen gekreuzt, typisch verschiedene Resultate in F_1, die es erlauben, eine Serie der Männchen, in bezug auf ihre Intersexualität produzierende Stärke aufzustellen. Z. B. gibt Rasse Mass ♀ mit Gi I ♂ gerade beginnende, mit Gi II ♂ schwache, mit Og ♂ mittlere, mit Ao ♂ starke Intersexualität u. s. w.

g) Ein und dieselbe Rasse von Männchen, ergibt, wenn mit verschiedenen Rassen von Weibchen gekreuzt, verschiedene Resultate in F_1, die es erlauben, eine Serie von Weibchen in bezug auf ihre bei der Produktion von Intersexualität beteiligte „Schwäche" aufzustellen. Z. B. ♂ Gi I ergibt mit ♀ der Rasse Kum noch teilweise normale Tiere, mit ♀ Mass beginnende, mit ♀ Ho schwache, mit ♀ Schnei schwache bis mittlere, mit ♀ Fiu starke Intersexualität u. s. w.

h) Die so gewonnene Kenntnis der relativen „Stärke" der Rassen läßt sich an Intersexualitätsgleichungen prüfen, die ein besonders wichtiges Glied in der Ableitung der Erklärung bilden. Beispiel: Kum ♀ × Gi I ♂ = beginnende I. Kum ♀ × Ao ♂ = mittel bis stark I. Wenn Fiu ♀ × Gi I ♂ stark I., dann Fiu ♀ × Ao ♂ = Geschlechtsumkehr u. s. w.

i) Wie zu erwarten geben die stärksten „schwachen" ♀ mit den schwächsten „starken" ♂ zum Teil normale Nachkommen, ein wichtiger Grenzfall.

k) Aus all dem folgt: Weibliche Intersexualität kommt zustande, wenn Weibchen einer schwachen Rasse mit Männchen einer starken Rasse gekreuzt werden. Der spezifische Grad der Intersexualität einer gegebenen Kreuzung ist eine Funktion zweier Variabeln, nämlich des Grades der „Schwäche" der Mutter und der „Stärke" der Väter. Das besagt ferner, daß das Entscheidende eine quantitative Relation der beiden Variabeln ist.

II. Das, was als Schwäche und Stärke bezeichnet wurde, ist ein physiologischer Zustand zweier selbständiger, in jedem Individuum gleichzeitig vorhandener Sätze von Geschlechtsfaktoren. Das eine sind die im x-Chromosom vererbten Geschlechtsfaktoren. (weibliche Heterozygotie, xy = ♀, xx = ♂) und zwar ist es der Männlichkeitsbestimmer M. (Mm = ♀, MM = ♂). Der andere Faktor wird ausschließlich mütterlich vererbt, von Mutter zu Ei, und ist daher entweder im Eiplasma oder dem y-Chromosom lokalisiert. Es ist der Weiblichkeitsbestimmer [F]. Wenn wir die Suffixe f

für stark und d für schwach benutzen, so ist die Formel einer starken Rasse $\boxed{F_f} M_f m = ♀ \boxed{F_f} M_f M_f = ♂$, einer schwachen Rasse $\boxed{F_d} M_d m = ♀ \boxed{F_d} M_d M_d = ♂$. $\boxed{F_d} M_f m$ ist ein intersexuelles ♀. Die mütterliche Vererbung von F und die Vererbung von M als Mendelfaktor im x-Chromosom wird durch folgende Tatsachen bewiesen:

A. Ebenso wie F_1 sind auch alle Rückkreuzungen, F_2 etc. von schwachen Rassen inter se und ebenso starken Rassen inter se normal in bezug auf die Weibchen.

B. Sämtliche F_2-Zuchten aus der Kreuzung starke ♀ × schwache ♂ (also der reziproken der Intersexualitätsproduzierenden) ergeben ausschließlich normale Weibchen[2]).

C. In F_3—F_8-Zuchten aus solchen F_2, deren ursprüngliche Bastardmutter der starken Rasse angehörte, bleibt weibliche Intersexualität dauernd ausgeschlossen.

D. In allen Rückkreuzungen, bei denen F_1-Bastarde von starken Müttern und schwachen Vätern verwendet werden, erscheinen nur normale Weibchen, wenn dieser Bastard als Mutter dient, d. h. die mütterliche Linie der starken Rasse angehört.

E. Dient der Bastard stark ♀ × schwach ♂ als Vater einer Rückkreuzung, sind die resultierenden ♀ normal, wenn die Mutter einer starken Rasse angehört.

F. Nachkommenschaft von noch fruchtbaren intersexuellen Weibchen aus der Kreuzung schwach ♀ × stark ♂ spaltet (F_2) in $^1/_2$ normale $^1/_2$ intersexuelle ♀ neben normalen Männchen. Die intersexuellen Weibchen sind vom gleichen Typus wie in F_1 und bleiben so in weitern Generationen. In F_3 etc. verhält sich die Nachkommenschaft normaler und intersexueller Weibchen identisch. Sie besteht von F_3 ab entweder aus nur intersexuellen ♀♀, oder aus $^1/_2$ normalen, $^1/_2$ intersexualen ♀♀. Von F_4 ab sind auch Zuchten mit nur normalen ♀♀ möglich.

G. Intersexuelle Weibchen von F_1 verhalten sich der starken väterlichen Rasse gegenüber wie normale Weibchen, geben also in dieser Kombination nur intersexuell-weibliche Nachkommenschaft vom gleichen Typ.

H. Intersexuelle F_1-Weibchen verhalten sich ♂♂ der schwachen Elternrasse gegenüber wie normale Weibchen; sie geben in dieser Rückkreuzung normale Nachkommenschaft.

I. F_1-Männchen, welche Brüder der intersexuellen ♀♀ sind, erzeugen in der Rückkreuzung mit ♀♀ der starken Elternrasse ausschließlich normale Nachkommenschaft in bezug auf die ♀♀.

K. Die gleichen ♂♂ wie in I erzeugen in der Rückkreuzung mit ♀♀ der schwachen Elternrasse $^1/_2$ normale, $^1/_2$ intersexuelle ♀♀.

2) In unserer Publikation von 1912 falsch berichtet, ebenso wie die korrespondierende Rückkreuzung. Erklärung des Irrtums erfolgt in der Hauptarbeit.

L. F_1-♂♂ aus der reziproken, normale Weibchen produzierenden Kreuzung stark ♀ × schwach ♂ produzieren in der Rückkreuzung mit schwachen Weibchen ebenfalls die Spaltung in $^1/_2$ normale, $^1/_2$ intersexuelle ♀♀.

M. Diese Tatsachen beweisen völlig den unter II. aufgestellten Satz. Sie können schematisch so zusammengefaßt werden:

Mütterliche Linie (Plasma oder y-Chromosom)	Die beiden x-Chromosomen gleich Geschlechtsfaktoren des Vaters	Weibliche Nachkommenschaft
stark	stark + stark	normal
stark	stark + schwach	normal
stark	schwach + schwach	normal
schwach	stark + stark	alle ♀♀ intersexuell
schwach	stark + schwach	♀♀ $^1/_2$ normal, $^1/_2$ intersexuell
schwach	schwach + schwach	normal

III. Die Richtigkeit aller vorhergehenden Sätze wird, außer durch die später zu nennenden Tatsachen der männlichen Intersexualität durch weitere Proben bewiesen, nämlich:

A. Normale und intersexuelle Geschwister-♀♀, die also das gleiche Plasma resp. y-Chromosom besitzen, geben mit dem gleichen homo- oder heterozygoten Männchen oder mit verschiedenen homozygoten Männchen das gleiche Kreuzungsresultat, nämlich das nach der resp. Beschaffenheit der ♂♂ aus voriger Tabelle zu erwartende.

B. Männchen, die aus völliger Geschlechtsumwandlung genetischer Weibchen entstanden sind, dürfen nur einen starken Geschlechtsfaktor = x-Chromosom besitzen. Soweit bisher möglich, wurde dies nachgewiesen.

C. Eine außerordentlich bedeutungsvolle Probe wurde durch Tripel- und Quadrupelkreuzungen geliefert, d. h. durch alle möglichen Kreuzungskombinationen von drei oder mehr Rassen. Das Resultat darf nach Vorhergehendem nur bedingt werden von der mütterlichen Linie einerseits, d. h. der Beschaffenheit der ursprünglichen Bastardmutter (stark oder schwach) und den beiden Geschlechtschromosomen des Vaters. Der Typus der Intersexualität, wenn erzeugt, muß dem der F_1-Kreuzung aus solchen ♀♀ und ♂♂ von der Rasse der betreffenden Geschlechtschromosomen entsprechen, unabhängig davon, was sonst noch in die Kombination gekreuzt wurde. Z. B. diene der Bastard $[(A \times B) \times (B \times A)] \times [C \times D]^2$: die Mutter (Inhalt der eckigen Klammer) ist der doppelreziproke F_2-Bastard aus den Rassen A und B, erhalten

aus dem F_1-♀ der ursprünglichen Kreuzung A ♀ × B ♂ mit dem F_1 ♂ der reziproken Kreuzung. (In der Formel steht immer das ♀ an erster Stelle, das ×-Zeichen trennt die beiden Eltern). Der Vater (die andere eckige Klammer rechts vom ×-Zeichen) ist ein F_2-Bastard (das Potenzzeichen) aus der Kreuzung C ♀ × D ♂. Das Plasma (oder y-Chromosom) dieser Kreuzung ist das der Rasse A (der erste Buchstabe der Formel bei dieser Schreibweise). Die x-Chromosomen (Geschlechtsfaktoren) des Vaters sind entweder D + C oder D + D. Das Resultat muß also das gleiche sein, wie wenn die reine Rasse A kombiniert wird mit Geschlechtsfaktoren D und C oder nur D. Ist A eine schwache Rasse, C und D zwei verschiedene starke, so kann das Resultat nur sein entweder a) $^1/_2$ inters. ♀ vom Typus der Kombination A × C, $^1/_2$ inters. ♀ vom Typus der Kombination A × D oder b) alle ♀ intersexuell vom Typus A × D u. s. w. Alle solchen noch so verwickelten Kombinationen ergaben das erwartete Resultat.

IV. Unsere frühere Annahme der Inzuchtsintersexualität innerhalb genetisch reiner Rassen erwies sich als unrichtig. Der Fall wurde befriedigend aufgeklärt und liefert weiteres Material für alle vorhergehenden Tatsachen.

V. Bei den intersexuellen Kombinationen, die völlige Geschlechtsumkehr von ♀ in ♂ bedingen, kommen gelegentlich vereinzelte Weibchen vor (im Durchschnitt weniger als 1 %). Ihre Untersuchung macht es wahrscheinlich, daß ein Fall sogenannten Nichtauseinanderweichens (Non-disjunction nach Bridges) vorliegt und die Analyse deutet in die Richtung der Annahme, daß die „Schwäche" nicht im Plasma, sondern im y-Chromosom vererbt wird.

BB. Versuche über männliche Intersexualität.

Die in Kreuzungen mit den gleichen Rassen nach bestimmten Gesetzen erhaltene männliche Intersexualität, also die Reihe intersexueller Umwandlungen von Männchen in Weibchen, ist schwerer zu analysieren als die weibliche Intersexualität und, hauptsächlich infolge der aus den Zeitverhältnissen entspringenden Schwierigkeiten, noch nicht so vollständig durchgeführt. Männliche Intersexualität wurde bisher auf drei Arten erzielt:

I. In der ersten Serie tritt männliche Intersexualität in allen F_1-Männchen auf. Sie ist bisher beschränkt, aber absolut typisch für die Kombinationen der beiden japanischen Rassen Fukuoka und Hokkaido.

A. Weibchen Fuk gekreuzt mit Männchen Hok ergeben in F_1 nur normale Weibchen und intersexuelle Männchen. Die ♀♀ sind beträchtlich in der Überzahl. Die intersexuellen ♂♂ zeigen außerordentliche Variabilität von vereinzelten normalen ♂♂ als Minusindividuen bis hinauf zu starker Intersexualität; das Mittel liegt mehr bei letzterer.

B. Die reziproke Kreuzung ist normal (beides sind ja „schwache" Rassen).

C. Die Rasse Fuk ergibt mit europäischen Rassen, die sich in bezug auf weibliche Intersexualität genau wie Hok verhalten, nur normale Nachkommenschaft. Das Resultat A ist somit bisher spezifisch für die Kombination mit Hok.

D. F_2 aus Fuk ♀ × Hok ♂ mit intersexuellem F_1 ♂ ergibt wieder normale ♀♀ und intersexuelle ♂♂ mit noch stärkerem Überwiegen der ♀♀.

E. Die Rückkreuzung von F_1 ♀ aus Fuk ♀ × Hok ♂ mit reinen ♂♂ der Hok-Rasse ergibt ausschließlich (100 %) ♀♀.

F. F_2 oder Rückkreuzungen mit intersexuellen F_1 ♂♂ auf Weibchen der reinen Hok-Masse oder solche, deren Mutter dieser Rasse angehörte, ergibt nur normale Nachkommenschaft.

G. Diese Tatsachen zeigen, daß männliche Intersexualität in dieser Serie entsteht, wenn sich Fuk-Protoplasma (oder y-Chromosom) mit einem Fuk- und einem Hok-Geschlechtsfaktor kombinieren. Bei der Kombination Fuk-Plasma mit zwei Geschlechtsfaktoren Hok werden alle ♂♂ in ♀♀ umgewandelt.

H. In gleicher Weise wie bei weiblicher Intersexualität wurde der Schluß vollgültig durch Tripel- und Quadrupelbastardierungen bewiesen.

II. In der zweiten Serie tritt männliche Intersexualität niederer Grade in F_2-Zuchten der Kombinationen stark ♀ × schwach ♂ auf.

A. In allen F_2 aus der Kreuzung von ♀♀ der stärksten japanischen Rassen mit ♂♂ europäischer Rassen ist ein gewisser Prozentsatz der ♂♂ mäßig intersexuell. Genau so verhält sich die Rückkreuzung (stark × schwach) ♀ × schwach ♂.

B. In F_3, F_4 etc., aus derartigen Zuchten treten in den meisten Einzelzuchten wieder intersexuelle ♂ auf, in anderen fehlen sie jedoch.

C. Rückkreuzungen, außer den in A genannten, in denen der Bastard stark ♀ × schwach ♂ als Vater oder Mutter dient, liefern keine intersexuellen ♂.

D. Irgendwelche andere Kombinationen zwischen einer starken und einer schwachen Rasse lieferten nie intersexuelle ♂.

E. Wie bei der ersten Serie verhält sich die schwache Rasse Hokkaido different, obwohl sie in bezug auf weibliche Intersexualität den andern schwachen gleich ist.

a) F_2 aus einem ♀ starker japanischer Rasse mit ♂ Hokkaido gibt typischerweise keine männliche Intersexualität, sondern nur auffallenden Weibchenüberschuß.

b) Die Rückkreuzung des genannten F_1-Bastards mit Hokkaido ♂ liefert ausschließlich Weibchen, nur gelegentlich ein paar Ausnahmsmännchen. (Genau wie die parallele (Fuk × Hok) × Hok-Kombination).

c) Alle andern Kombinationen der beiden Rassen liefern keine Resultate, die mit männlicher Intersexualität zu tun haben.

d) Als gelegentliche Ausnahme kommen in F_1 der in a) genannten Kreuzung vereinzelte ♂ gerade beginnender Intersexualität vor. In diesem Fall erscheinen sie auch in F_2 wieder neben der Erscheinung der hohen Weibchenzahl.

G. Diese Befunde zeigen für männliche Intersexualität in dieser Serie.

1. Sie entsteht nur, wenn die mütterliche Linie „stark" ist.
2. Wenn mit dem „starken Protoplasma" sich in F_1 oder Rückkreuzung ein schwacher und ein starker Geschlechtsfaktor kombinieren, entstehen normale Männchen.
3. Wenn mit dem starken Protoplasma in F_2 oder Rückkreuzung zwei schwache Geschlechtsfaktoren kombinieren, werden alle genetischen ♂ in ♀ verwandelt.
4. Die gleiche Kombination wie in Nr. 2 liefert, wenn in F_2 oder Rückkreuzung (A) vorhanden, einen bestimmten Prozentsatz intersexueller ♂; das zeigt, daß hier die Rekombination weiterer Mendelfaktoren hinzukommt. Dieser Punkt gilt nicht für die Hokkaido-Rasse.

III. Die dritte Serie enthält ein paar unvollständige Daten über Auftreten einiger weniger Individuen männlicher Intersexualität in F_1 und F_2 bei Kreuzung bestimmter schwacher Rassen inter se. Die Rassen sind mit der Fukuoka-Rasse verwandt, sämtlich Südjapaner.

IV. Wie bei der weiblichen Intersexualität werden alle Gesetzmäßigkeiten durch komplizierte Tripel- und Quadrupelbastarde in wunderbarster Weise bewiesen. Hierher gehören einige der glänzendsten Belege für die Gesamtinterpretation.

CC. Die Interpretation der Befunde.

Das gesamte Experimentalmaterial wurde vererbungstheoretisch analysiert. Die in unsern früheren Publikationen bereits verschiedentlich durchgeführte Interpretation hat sich glänzend bewährt und ist zum Teil so weit bewiesen worden, wie es überhaupt in solchen Experimenten möglich ist. Das Prinzip ist, daß „Stärke" und „Schwäche" der Geschlechtsfaktoren etc. quantitative Zustände oder Potenzen dieser sind, die bei den einzelnen Rassen typisch verschieden sind. Da ihre quantitative Relation für das Resultat entscheidend ist, so erklärt sich die Intersexualität durch abnorme Kombination in ihren absoluten Werten nicht zusammenpassender Quanten der beiden Variabeln. Wir verweisen auf die Durchführung des Prinzips in unseren früheren Publikationen und die genauere Analyse in der folgenden Monographie. Im einzelnen hat es sich bewährt und erklärt spielend und ohne Hilfsannahmen auch die verwickelsten und

unerwartetsten Resultate. Wie alle mendelistische Analyse liefert aber auch dies bloß eine formale Erklärung. Dem Mendel'schen Faktor, dessen Definition ja nur der Mechanismus seiner Verteilung ist, wird noch hinzugefügt das physiologische Attribut der Quantität und dadurch ermöglicht, die Resultate vererbungsmechanisch zu erklären. Das Problem kann aber erst als gelöst betrachtet werden, wenn es auch vererbungsphysiologisch erklärt ist: d. h. wenn feststeht was die Quantität eines Faktors physiologisch bedeutet und wieso diese Quantitäten in ihren relativen Proportionen Intersexualität hervorrufen, somit, was Intersexualität physiologisch ist. Diese Lösung hat die entwicklungsmechanische Analyse, wie wir glauben, vollständig gebracht.

2. Entwicklungsphysiologische Analyse.

A. Das Studium der intersexuellen Individuen hat folgende einfache Gesetzmäßigkeit ergeben, deren Analyse die Erklärung des ganzen Problems liefert:

Die Reihenfolge, in der die Organe intersexueller Individuen sich in der Richtung auf das andere Geschlecht hin verändern, ist die Umkehr der Reihenfolge der embryonalen resp. larvalen Differenzierung.

Daraus folgt die entwicklungsphysiologische Erklärung der Intersexualität:

Ein Intersex ist ein Individuum, das sich bis zu einem bestimmten Punkt mit einem Geschlecht, seinem genetischen (hetero- oder homozygoten = xy oder xx) Geschlecht entwickelt und von diesem Punkt an trotz unveränderter genetischer Beschaffenheit, seine Entwicklung mit dem anderen Geschlecht beendet. Ein intersexuelles Weibchen ist ein genetisches Weibchen (Mm = xy), das an einem bestimmten Punkt seiner Entwicklung plötzlich aufhört ein Weibchen zu sein und seine Entwicklung als Männchen vollendet. Ein intersexuelles Männchen ist ein genetisches Männchen (MM = xx), das sich bis zu einem bestimmten Punkt seiner Entwicklung als Männchen differenziert, von da an aber plötzlich seine Entwicklung als Weibchen vollendet. Das Maß der Intersexualität ist somit nichts als ein Ausdruck für die späte (schwache Intersexualität) oder frühe (hohe Intersexualität) Lage dieses Drehpunktes innerhalb der Entwicklung. Alle Organe, die sich vor dem Drehpunkt differenzieren, zeigen die Charaktere des genetischen Geschlechts, alle, die sich nachher differenzieren, die des entgegengesetzten Geschlechts. Alle zur Zeit des Drehpunkts differenzierten Organe, für die physiologisch die Möglichkeit der De- oder Umdifferenzierung gegeben ist, tun es; ist es physiologisch unmöglich, so verbleiben sie.

B. Dies Zeitgesetz der Intersexualität ist abgeleitet aus dem Einzelstudium aller Organe; die Beweiskraft des Materials ist eine überwältigende. Hier seien nur ein paar Punkte angedeutet:

a) Die Antennen sind beim ♂ langgefiedert, beim Weibchen nicht. Die Differenzierung erfolgt in den ersten Tagen der Puppenruhe. Wird ein ♀ intersexuell, so wachsen die Fiedern in männlicher Richtung aus, bis die Chitinisierung das Wachstum endet. Je früher der „Drehpunkt" liegt, um so mehr Zeit steht für diesen Prozeß zur Verfügung, die Länge der Fiedern ist also eine Funktion der zeitlichen Lage des Drehpunkts, was im einzelnen genau zutrifft.

Bei männlicher Intersexualität ist zu erwarten, daß Veränderungen an den Antennen nur möglich sind, wenn der Drehpunkt in die ersten Tage der Puppenruhe fällt. Dies trifft zu.

b) Flügelform und Abdomen demonstrieren schön das gleiche Gesetz. Es sei nur erwähnt der Fall starker Intersexualität, bei dem die Analyse die Lage des Drehpunkts für etwa zur Zeit der Verpuppung fixiert. Die Raupe hat somit eine weibliche Entwicklung abgeschlossen, zu der die Aufspeicherung großer Fettmassen gehört, auf deren Kosten die Entwicklung des Ovars in der Puppe stattfindet. Mit dem Drehpunkt hört die Weiterentwicklung des Eierstocks auf und die Reservestoffe werden nicht verbraucht. Das intersexuelle Weibchen dieser Art hat dementsprechend ein Abdomen von weiblicher Dicke und männlicher Form, in dem sich das winzige Ovar der erwachsenen Raupe findet. Die Reservestoffe sind teilweise aufgelöst und füllen dadurch den Leib zum Platzen an, so daß das Tier nicht aus seiner Puppenhülle kann und bei leichter Berührung platzt.

c) Die Geschlechtsdrüsen liefern ein Beispiel für das Gesetz, dessen Beweiskraft uns unwiderleglich erscheint. Wird ein ♀ intersexuell, so hört sofort die Weiterdifferenzierung des Ovars auf und eine Dedifferenzierung mit Histolyse und Phagozytose beginnt. Abgesehen von letzterem muß also eine Serie intersexueller Weibchen beginnen mit solchen, die normale Ovarien haben und fortschreitend Eierstöcke zeigen, die allen Stufen der embryonalen und larvalen Entwicklung entsprechen. Der Vergleich mit der normalen Entwicklung erlaubt dann, genau die Lage des Drehpunkts festzustellen, die mit der aus der Analyse anderer Organe gewonnenen übereinstimmt. Liegt dieser Drehpunkt nun früh in der Puppenzeit, so bleibt noch genügend Zeit, die Dedifferenzierung soweit zu führen, daß die morphologische Umgestaltung der Eiröhren in Hodenfollikel beginnen kann.

Liegt der Drehpunkt aber noch früher, so kann dieser Prozeß weiterschreiten und wir erhalten in den höchsten Intersexualitätsstufen die lückenlose Serie der Dedifferenzierung des Eierstocks und seiner Umwandlung in einen Hoden.

Dasselbe Gesetz zeigt sich bei den intersexuellen ♂. Bei den ♂ ist der Hoden schon in der älteren Raupe fertig und mit Sperma gefüllt. Um die Zeit der Verpuppung verwachsen dann die paarigen Drüsen zu einer unpaaren. Entsprechend dieser Entwicklung zeigen intersexuelle ♂ keine großen Veränderungen der Hodenstruktur, wenn der Drehpunkt nach der Verpuppung liegt. Nur bilden sich eventuell noch übrige Urgeschlechtszellen in Eizellen um, die sich in die typischen Ei-Nährzellgruppen der Insekten differenzieren. Liegt aber der Drehpunkt um die Zeit der Verpuppung (starke Intersexualität), so bleiben die Hoden paarig und beginnen innerlich zu degenerieren und die ersten Schritte in der Richtung auf einen Eierstock durchzumachen. Die vielen Einzelheiten all dieser Dinge sind von größtem Interesse.

d) Die Kopulationsapparate liefern das beweisendste Material für das Zeitgesetz. Denn sie bestehen aus verschiedenartigen homologen Teilen in beiden Geschlechtern und außerdem solchen, deren Anlagen nur einem Geschlecht zukommen und die sich zu verschiedenen Zeiten entwickeln. Die Serie intersexueller Veränderungen dieser Organe erscheint auf den ersten Blick von einer hoffnungslosen Komplikation zu sein. Die Entdeckung des Zeitgesetzes der Intersexualität gibt eine geradezu verblüffend einfache Lösung. Die Tatsachen selbst sind aber so kompliziert, daß sie nicht ohne Abbildungen beschrieben werden können. Es sei wieder nur ein illustrativer Einzelpunkt herausgegriffen:

Beim Männchen entwickelt sich bereits in frühen Raupenstadien eine Einstülpung am Hinterrand des 9. Segments, das Herold'sche Organ, das kein Homologen beim Weibchen besitzt. In ihr differenzieren sich dann 2 Paare von Zapfen, aus denen sich später Valven und Penis des männlichen Kopulationsapparats ausbilden. Wird ein Weibchen intersexuell, so hören die Segmente, die den Kopulationsapparat bilden, mit dem Einsetzen des Drehpunkts auf dem erreichten Punkt mit weiblicher Entwicklung auf und beenden ihre Entwicklung in männlicher Differenzierung. Das läßt sich dann Schritt für Schritt an den homologen Teilen beider Apparate verfolgen. Mit dem Drehpunkt aber beginnt sich alsbald auch das dem Weibchen fehlende Herold'sche Organ zu bilden und in normaler Weise seine Entwicklung anzutreten, die natürlich eine bestimmte Zeit erfordert. Je nach der

Lage des Drehpunkts (gleich Grad der Intersexualität) verbleibt nun nur eine kurze oder graduell längere Zeit, bis die allgemeine Chitinisierung derartige Entwicklungsvorgänge beendigt. Mit ansteigenden Stufen weiblicher Intersexualität hat somit Herold's Organ verschiedene Stufen der Entwicklung von der Einstülpung bis zu fertigen Valven und Penis erreicht und diese Entwicklungsstufen werden dann chitinisiert und sind im intersexuellen Kopulationsapparat vorhanden, wo sie das Zeitgesetz direkt ad oculos demonstrieren.

e) Geschlechtsausführwege und Puppenhülle illustrieren das gleiche Gesetz in Übereinstimmung mit den übrigen Daten.

f) Der Beweis, daß die Flügelfärbung intersexueller Tiere das gleiche Gesetz zeigt, läßt sich nicht kurz wiedergeben. Für den Haupttypus der intersexuellen Färbung (es gibt noch einen anderen Typus) läßt sich der folgende Satz beweisen: Die Quantität des Pigments auf dem intersexuellen Flügel ist ein Ausdruck der früheren oder späteren Lage des Drehpunkts, oder, anders ausgedrückt, eine Funktion der Zeit, die dem Individuum für die Chromogen bildenden Spaltungsprozesse vom männlichen Typ zur Verfügung standen.

g) Die Resultate in bezug auf die Bestimmung der zeitlichen Lage des Drehpunkts bei der Entwicklung der verschiedenen intersexuellen Typen, die das Studium der Einzelorgane ergibt, stimmen miteinander überein.

3. Vergleich der genetischen und entwicklungsphysiologischen Tatsachen.

A. Die genetische Analyse zeigt, daß bei der Determination des Geschlechts weibliche wie männliche Geschlechtsfaktoren im Spiel sind; ferner, daß beiden eine gewisse Quantität der Aktivität zukommt, die Stärke und Schwäche, allgemein Potenz; schließlich daß das Endresultat in bezug auf das Geschlecht durch eine quantitative Relation beider bedingt wird. Ist sie quantitativ abnorm zugunsten einer Gruppe, so entsteht Intersexualität.

B. Die entwicklungsphysiologische Analyse zeigte, daß das Maß der Intersexualität ein Ausdruck ist für die zeitliche Lage des Drehpunkts.

C. Daraus ergibt sich folgende Situation:

a) Intersexualität ist das Phänomen, daß an einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung des Individuums, dem Drehpunkt, eine Reaktion stattfindet, die Umschlagsreaktion, deren physiologischer Effekt darin besteht, daß sie die alternativen Differenzierungsvorgänge zwingt, im Zeichen des entgegengesetzten

Geschlechts zu verlaufen: die weibliche Differenzierung springt in die männliche um und umgekehrt.

b) Der Zeitpunkt des Einsetzens der Umschlagsreaktion ist maßgebend für das Maß der Intersexualität; je früher er liegt, um so höher der Grad.

c) Das Auftreten der Umschlagsreaktion während der Entwicklung ist genetisch bedingt durch erbliche Eigenschaften der zur Kreuzung benützten Rassen.

d) Die in Betracht kommenden Erbfaktoren der geschlechtlichen Differenzierung unterscheiden sich in ihrer Quantität.

e) Intersexualität wird genetisch produziert, wenn die Faktoren der männlichen und weiblichen Differenzierung quantitativ nicht richtig aufeinander abgestimmt sind. Das Maß der Intersexualität ist proportional der Höhe dieser Unstimmigkeit.

D. Aus C folgt die folgende Lösung des Problems:

a) Das normale Geschlecht wird dadurch bedingt, daß die gesamten Differenzierungsprozesse im Zeichen des physiologischen Einflusses verlaufen, der von dem oder den Faktoren des betreffenden Geschlechts hervorgerufen wird.

b) Da in verschiedenen Individuen entweder der männliche oder weibliche Differenzierungseinfluß herrschend ist, beim Intersex aber beide Einflüsse im gleichen Individuum aufeinanderfolgen können, so besteht der normale Geschlechtsvererbungsmechanismus darin, dem einen Einfluß die Oberhand zu geben.

c) Da Intersexualität durch das Eintreten der Umschlagsreaktion während der Differenzierung bedingt ist und dies Ereignis durch abnorme quantitative Kombination der Faktoren herbeigeführt wird, so muß normalerweise die Reaktion, die den differenzierungsbeherrschenden physiologischen Zustand hervorbringt, für das aktuelle Geschlecht schneller verlaufen als für das nicht erscheinende Geschlecht. Weibliche Intersexualität kommt aber zustande, wenn die neben der herrschenden weiblichen Reaktion verlaufende männliche Reaktion schneller verläuft als sie normalerweise sollte (umgekehrt bei männlicher Intersexualität) und noch während der Entwicklung die Oberhand gewinnt. Je schneller sie verläuft, je früher die Lage des Drehpunkts, je höher das Maß der Intersexualität.

d) Somit sind koordiniert Quantität der Erbfaktoren und Geschwindigkeit einer Reaktion; wir stehen vor dem Massengesetz der Reaktionsgeschwindigkeiten.

e) Das Wesen der von den Faktoren erzeugten Reaktion läßt sich nicht aus Versuchen von der Art der unseren erschließen. Eine vergleichende Betrachtung des Geschlechtsproblems lehrt, daß es sein muß die Produktion der spezifischen Hormone

der geschlechtlichen Differenzierung (die aber bei den Insekten nicht lokalisiert produziert werden, sondern wohl in jeder Körperzelle).

f) Die Geschlechtsfaktoren selbst müssen Substanzen sein, die eine Reaktion proportional ihrer Quantität beschleunigen, also Enzyme oder ihnen ähnliches.

E. Somit ist die Lösung des Problems der Intersexualität und des Geschlechtsproblems überhaupt, zu der wir vordringen können, die:

Jedes befruchtete Ei besitzt normalerweise die beiderlei Erbfaktoren, deren Aktivität für die Differenzierung des einen oder anderen Geschlechts erforderlich ist. Diese Geschlechtsfaktoren sind Enzyme oder Körper von ähnlichem physikalisch-chemischem Charakter. Jedes dieser Enzyme, das der männlichen wie das der weiblichen Differenzierung ist notwendig für die Ausführung (Beschleunigung) einer Reaktion, deren Produkt die spezifischen Hormone der geschlechtlichen Differenzierung sind. Bei Formen mit weiblicher Heterozygotie, wie es der Schwammspinner ist, wird das weibliche Enzym, wie wir kurz sagen wollen, rein mütterlich vererbt. Ob dies plasmatische Vererbung oder solche im y-Chromosom bedeutet, jedenfalls ist jedes Ei identisch in bezug auf den Weiblichkeitsfaktor oder seine Produkte. Das männliche Enzym ist der nach dem bekannten Heterozygotie-Homozygotie-Schema mit dem x-Chromosom der Hälfte der Eier aber allen Spermatozoen überlieferte Geschlechtsfaktor. Absolute wie relative Quantität der beiden Enzyme ist ein festgelegter Erbcharakter jeder Rasse. Der Mechanismus der Geschlechtsvererbung, der darin besteht, daß die zu Männchen bestimmten Eier zwei x-Chromosomen, = zwei Faktoren M, = zwei Dosen männliches Enzym erhalten, die zu Weibchen bestimmten Eier aber nur eines, einen, eine, ist somit ein Mechanismus der dafür sorgt, daß zu Anfang der Entwicklung einer bestimmten, stets gleichen Quantität weiblichen Enzyms entweder n, oder 2n-Maßeinheiten des männlichen Enzyms gegenüberstehen. Diese Quanten sind so dosiert, daß die Quantität q des weiblichen Enzyms größer ist als n des männlichen: die Produktion der Hormone der weiblichen Differenzierung eilt somit bei dieser Kombination voraus, die Entwicklung ist weiblich. Umgekehrt ergeben 2 n des männlichen Enzyms eine höhere Konzentration als q des weiblichen, die Hormone der männlichen Differenzierung werden schneller produziert und ein Männchen entsteht. Der x-Chromosomen-Heterozygotie-Homozygotie-Mechanismus erweist sich somit als eine ideale Methode des Ausgleichs der Relation zweier Reaktionsgeschwindigkeiten.

Da das Entscheidende die Relation zweier Quantitäten ist, so können die absoluten Quantitäten sehr verschieden sein, solange nur die richtige Relation gewahrt ist und die resultierenden Reaktionsgeschwindigkeiten in Harmonie sind mit den Zeitverhältnissen der Entwicklung. In der Tat erweisen sich verschiedene Rassen verschieden in bezug auf die absoluten Quanten der Enzyme. Werden solche Rassen gekreuzt, so wird die notwendige quantitative Relation gestört und das männliche Enzym kann relativ zu konzentriert sein für das weibliche Quantum, selbst im n-Zustand. Umgekehrt mag das weibliche Enzym zu konzentriert sein im Verhältnis zum männlichen, selbst im 2 n-Zustand. Dann werden die Produkte des zu konzentrierten Enzyms zu schnell gebildet; ihre wirksame Quantität wird noch innerhalb der Entwicklungsperiode erreicht, (der Drehpunkt), Intersexualität tritt ein.

F. Die Resultate der Untersuchung erlauben eine neuartige Betrachtung des ganzen Geschlechtsproblems, die in einem besonderen Buch durchgeführt ist, das bald erscheinen soll.

4. Die Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere.

Die Untersuchungen über die Intersexualität haben auch eine einfache Lösung des Problems der sekundären Geschlechtscharaktere gebracht, die sich von den früheren Anschauungen des Verfassers entfernt und sich mehr der von Baur und Tandler vertretenen nähert.

5. Cytologie.

Die cytologische Untersuchung konnte bisher nichts Wesentliches zu unserem Problem beitragen und wird es auch wahrscheinlich nie können, wie in der Hauptarbeit ausgeführt werden wird.

6. Die biologische Bedeutung der Potenzvariation.

Die Tatsache, daß es geographische Rassen sind, die sich in der Quantität der Geschlechtsfaktoren unterscheiden, bietet ein bedeutungvolles Problem dar. Seine wahrscheinliche Lösung ist, daß diese Quanten eine Anpassung an die Zeitverhältnisse des Lebenszyklus sind. Der Beweis wird im Zusammenhang mit einer anderen Untersuchung über geographische Variation erbracht und zur Basis neuer evolutionistischer Ableitungen gemacht, die demnächst in Buchform veröffentlicht werden.

Das Schraubungsprinzip in der Natur.

Von Dr. Hans Günther, Leipzig.

§ 1. In das an der organisierten Substanz ausgeprägte biostatisch begründete Prinzip der Symmetrie bringt der Begriff des materiellen Geschehens einen Dualismus, indem er den Begriff der Richtung und den damit verbundenen der Gegenrichtung einschließt. Mit der Vorstellung der reinen Form einer symmetrischen ebenen Figur (z. B. Kreis), oder eines symmetrischen Körpers (Würfel, Kugel) ist primär der Begriff „Rechts — Links“ (in dem nach Study „ein axiomatischer Bestandteil“ liege) nicht verbunden. Letzterer erscheint erst in der Begleitung einer Bewegungsvorstellung oder bei der physiologischen Vorstellung einer organisierten Substanz oder bei der physiologischen Orientierung im Raume (welche, wie E. Mach sagt, eine Ungleichwertigkeit — Anisotropie — der Dimensionen des physiologischen Raumes fordert) nach einem bestimmten Koordinatensystem (dessen 0-Punkt z. B. auf einer Symmetrieachse in der „Medianebene“ liegen möge).

Selbst das rektanguläre Koordinatensystem ist aber nicht eindeutig bestimmt, wenn es sich um Drehungen handelt. Denn wir unterscheiden das bei uns gewöhnlich verwendete rechtsseitige (englische) und das linksseitige (franz. Koordinatensystem.

Im rechtsseitigen Koordinatensystem soll die Drehung eines Radiusvektors von der „+ X“ zur „+ Y“ Achse, resp. „+ Y“ zur „+ Z“ und „+ Z“ zur „+ X“ Achse den Sinn der positiven Drehung angeben. Diese Drehung erfolgt dann im Sinne der Rechtsdrehung und im Sinne der Uhrzeigerbewegung, wenn man die Drehung von der dazu normalen negativen Koordinate (Drehungsachse) aus betrachtet. Positiv orientiert im Raume sind ferner die Drehungen dann, wenn außerdem eine Drehung aus der Koordinatenebene heraus durch Drehung der Drehungsachse im positiven Sinne (Drehzentrum im Ursprung) erfolgt.

Ein gegebenes rotierendes System läßt sich aber willkürlich verschieden im Raume orientieren. Eine eindeutige Bestimmung des Drehungssinnes ist erst möglich, wenn gleichzeitig eine bestimmte Bewegungsrichtung des Systems gegeben ist. Der einfachste Fall ist der, daß ein Punkt, der eine Kreisbewegung macht, gleichzeitig eine Beschleunigung in der Richtung der Drehungsachse erfährt, so daß er eine gewöhnliche Schraubenlinie beschreibt.

Den Drehungssinn der Schraubenlinie wollen wir nun stets so bestimmen, daß wir die Bewegung in der Richtung der Drehungsachse so betrachten, daß der rotierende Punkt sich von uns fort bewegt. Die eindeutige Bezeichnung des Drehungssinnes entspricht dann der üblichen, auf die Uhrzeigerdrehung bezogenen Ausdrucksweise.

Allgemeiner bestimmen wir den Drehungssinn irgend

eines Systems, indem wir dieses in der dem ganzen System eigenen Bewegungsrichtung (so daß dieses sich von uns fortbewegt) betrachten. Bei dieser Bestimmungsmethode entspricht also die positive Drehung der Rechtsdrehung.

Einen ähnlichen Sinn hat die von Study gegebene Definition: „Wenn eine Schraubung um eine orientierte Gerade der positiven Richtung dieser Geraden ihren positiven Drehungssinn zuordnet, so ist die Schraubung rechtsgewunden."

Eine oberflächliche Orientierung ermöglicht die anschauliche Bestimmung: „Auf einen Rotationszylinder mit senkrechter Achse sei eine gemeine Schraubenlinie verzeichnet. Wenn diese für den außenstehenden Beschauer von links unten nach rechts oben verläuft, so soll sie rechtsgewunden, im entgegengesetzten Falle linksgewunden heißen" (Study), oder die Vorstellung einer Wendeltreppe, die rechtsgewunden ist, wenn beim Hinabsteigen die Achse zur Rechten ist. Definitionen, wie: „Eine Bewegung heißt rechtsgewunden, wenn sie in zwei Umwendungen um Gerade zerlegt werden kann, die ein rechtsgewundenes Paar bilden" oder: „Eine Kurve heißt dort linksgewunden, wo ihre Tangentenfläche rechtsgewunden ist und umgekehrt" bezeichnet Study selbst als gewaltsam und nur aus praktischen Gründen gebildet.

Wird eine Dimension der Schraubenbewegung gleich 0, so entsteht einerseits (Ausschaltung von Beschleunigung in Richtung der Drehungsachse) die ebene Drehung, anderseits (Ausschaltung einer Komponente der Kreisbewegung) eine wellenförmige ebene Kurve.

Der Rhythmus der Schraube wird durch die Ganghöhe repräsentiert.

Eine Umkehr des Schraubenssinnes erhält man durch Spiegelung. In gleicher Weise gibt rein geometrisch die Spiegelung einer zentral-symmetrischen Form (z. B. Rechtsform) die entsprechende Linksform, während die lateral-symmetrische Form dem Spiegelbilde gleicht. Eine R.- und L.-Form lassen sich zu einer lateral-symmetrischen Form konjugieren (konjugierte Form), z. B. auch eine R.- und L.-Schraube so ineinander legen, daß ein lateral-symmetrisches Gebilde entsteht. Es besteht eine gewisse Analogie zwischen den aus physiologischen Vorstellungen entsprungenen R.- und L.-Formen und den mathematischen „Originalfunktionen" und „inversen Funktionen".

§ 2. Die meisten „absoluten" (im Sinne der erweiterten Relativität) Bewegungen im Raume stellen Schraubungen dar. Jede unendlich kleine Bewegung ist eine Schraubung.

Als Herschel bei der Untersuchung der Drehung der Polarisationsebene des Lichtes im Quarze eine Schraubenstruktur des letzteren annahm, sprach er von einer „helikoidalen Dyssymmetrie". Durch die Einführung des Begriffes der Asymmetrie wird hier nichts gewonnen; wir könnten ebensogut unter Erweiterung des Begriffes der Symmetrie von einer besonderen Form der Symmetrie („helikoidalen Symmetrie") sprechen, denn auch an einer gewöhnlichen Schraube lassen sich Symmetrieverhältnisse nachweisen, auch läßt sich ein völlig symmetrischer, biegsamer Körper (Wurm, Schlange) in schraubenartige Lage bringen, resp. kann sich in Schraubenrichtung bewegen.

Symmetrie und Schraubung schließen sich also gegenseitig nicht aus, sondern die Schraubung stellt eine besondere Art der Symmetrie dar.

§ 3. Um den Drehungssinn der in der Natur vorkommenden Rotationen und Schraubungen wissenschaftlich festzustellen, ist die allgemeine Anwendung einer Definition, wie etwa der oben gegebenen, unbedingt nötig, um Widersprüche zu vermeiden. Leider finden sich in der Naturwissenschaft und selbst in der Mathematik, wie auch Vertreter verschiedener Disziplinen (van Iterson, R. Fick, Study) besonders betonen, häufige Widersprüche und Verwirrung. So entsprechen im allgemeinen die Bezeichnungen von Zoologen und Technikern der hier gegebenen Definition, während Botaniker u. a. dieselben Ausdrücke im entgegengesetzten Sinne brauchen. Besonders in der Botanik ist seit Listing und Linné dieser Brauch üblich geworden, wie man aus Lehrbüchern von Pfeffer, Jost etc. sehen kann. van Iterson benutzte selbst bei der mathematischen Behandlung botanischen Materials die gegensinnige, in der Botanik übliche Definition.

Zoologen verwenden außerdem die Ausdrücke: „dexiotrop und „läotrop", welche aber fälschlich auch im entgegengesetzten Sinne gebraucht werden. Ein Botaniker sprach sogar von „südöstlichen" und „südwestlichen" Gewinden. In allen naturwissenschaftlichen Fächern begegnen wir dem Prinzip der Schraubung. Bevor in den folgenden Paragraphen näher darauf eingegangen wird, sei betont, daß mitunter die Schraubungsrichtung ohne die Möglichkeit einer Nachprüfung mit der von den betreffenden Autoren stammenden Bezeichnung wiedergegeben werden mußte und daß in einzelnen Fällen eventuell noch Korrekturen gemäß einer einheitlichen Definition nötig sind.

Der Schraubungssinn wird bei Betrachtung durch das Mikroskop nicht verändert; eine Umkehrung findet aber z. B. bei Verwendung des alten Sömmering'schen Zeichnungsapparates statt. Nach Nägeli und Schwendener (Das Mikroskop, Leipzig 1867) „haben schon manche Mikroskopiker den Beweis geliefert, daß sie über dergleichen Dinge noch ganz im Unklaren sind".

§ 4. Unter den physikalischen Erscheinungen sei zunächst die elektromagnetische Rechtsschraubung genannt. Ferner ist bekannt, daß ein Drahtleiter im Magnetfelde rechtsgeschraubte Torsion erleidet, wenn er in der Nordsüdrichtung von einem elektrischen Strome durchflossen wird. (Matteuci-Wiedemann.)

Besondere Beachtung verdient hier die optische Drehung der Polarisationsebene des Lichtes, welche in dem „optisch aktiven" Medium im Sinne der R.- oder L.-Drehung erfolgt. Pasteur hat zuerst den Zusammenhang zwischen dieser optischen Aktivität und der Kristallform der betreffenden Substanz klargestellt. Der enantiomorphe Bau dieser Kristallformen, welche die Stereochemie als „asymmetrisch" bezeichnet, läßt schon äußerlich eine Schraubenstruktur erkennen.

Bei der Polarisation des Lichtstrahles erfolgt nach Fresnel

eine Spaltung in einen r.- und l.-geschraubten Strahl; der normal gegen die Schraubenstruktur des Körpers verlaufende Strahl erlangt die größere Geschwindigkeit und bestimmt somit die „Drehung der Polarisationsebene". Also z. B. im Rechtsquarz erzeugt der linksgeschraubte Strahl für den in entgegengesetzter Richtung Beobachtenden die „Rechtsdrehung" der Polarisationsebene. Dementsprechend gilt die Definition von Kohlrausch, daß „Rechtsdrehung" dann stattfindet, „wenn die Schwingungsebene des Lichtes sich im umgekehrten Sinne des Korkziehers verschiebt, d. h wenn dieselbe dem empfangenden Auge in der Richtung des Uhrzeigers gedreht erscheint". Herr Geh.-Rat Prof. Dr. Wiener gab mir die gütige Auskunft, daß diese Definition in der Physik jetzt allgemein gilt. Rechtsschraubung des Lichtes wird aber als „Linksdrehung" bezeichnet und ist auf Linksstruktur zu beziehen. Die von Lummer (in Müller-Pouillet 1909, III. 3. p. 999) gegebene Definition: „Eine Drehung der Polarisationsebene nach der rechten Seite erfolgt, wenn der rechtsrotierende Strahl sich schneller durch die Quarzplatte fortpflanzt", steht hierzu im Widerspruch (Rechtsrotation ist dabei als Rechtsschraubung abgebildet). Die Entstehung der optischen Drehung durch Schraubenstruktur läßt sich auch experimentell verwirklichen. Werden z. B. dünne Glimmerblättchen der Struktur des Rechtsquarzes entsprechend in R.-Schraubenanordnung übereinandergeschichtet, so zeigt ein in der Richtung der Schraubenachse einfallender Lichtstrahl für den dem Strahle entgegenblickenden Beobachter „Rechtsdrehung" (Reusch).

Manche Stoffe drehen nur 1. im kristallinischen, manche nur 2. im amorphen, flüssigen oder gelösten, andere 3. in beiden Zuständen. Die R.- und L.-Kristalle gewisser Substanzen können übrigens verschiedene Löslichkeit zeigen. Bei Stoffen der 1. Klasse ist nach Sommerfeld eine spiegelbildliche Symmetrie der Moleküle nicht ausgeschlossen. Bei den übrigen Klassen neigt die Chemie zu der Ansicht, daß die physikalischen Vorgänge im Molekül, resp. der „Bau" der Moleküle denselben Drehungssinn aufweisen. Die biologische Tatsache ist zu beachten, daß die Eiweißkörper meist eine Rechtsschraubung des Lichtstrahles verursachen, also nach der üblichen Bestimmungsmethode „linksdrehend" sind; die wichtige Gruppe aber der Nucleoproteide und des Hämoglobins sind „rechtsdrehend". Die optische Aktivität ist eine wesentliche Eigenschaft der biologischen, synthetischen Produkte, welche im Gegensatz zu den artifiziellen Produkten des Laboratoriums als wichtiges Charakteristikum der lebenden Substanz eine spezifische Schraubungsrichtung zeigen. Schon Pasteur fragte sich, was wohl für Lebensgebilde entstehen würden bei einer Inversion des Schraubungssinnes der Zellulose und der Eiweißkörper. „If such circumstances could be realised in the living tissues, investigations of inlimited range would be open to the future, and at present

such questions are worthy of the most careful attention of scientists" (F. M. Jaeger). A. Byk sucht diese spezifische Einseitigkeit des Schraubungssinnes der organischen Synthese auf die Wirkung des an Wasseroberflächen reflektierten, zirkular polarisierten, unter dem Einfluß des terrestrischen Magnetismus stehenden Lichtes zurückzuführen.

Nach Sommerfeld kann man bei alleiniger Anwendung der Punktsysteme ohne Berücksichtigung der räumlichen Ausdehnung der Formelemente das Drehungsvermögen lediglich im regulären, tetragonalen und hexagonalen System erklären; „wenn man aber körperliche Formelemente im Raume gruppiert, so genügen schon die Raumgitter, um auch in den niedriger symmetrischen Systemen die Verschiedenheit der Rechts- und Linksstrukturen zu erkennen". Bei Raumgittern kommt es nach Sommerfeld weniger auf Symmetrieeigenschaften an. Teilflächige Symmetrie sei durch „alternierende Gitter" zu erklären. Je nachdem die Teilgitter im rechten oder linken Schraubensinne aufeinander folgen, lassen sich rechts- oder linksgewendete Kristallstrukturen erzeugen. Das optische Drehungsvermögen läßt sich also danach nicht nur durch eine entsprechende Eigenschaft der Moleküle, sondern auch durch eine schraubenförmige Anordnung der Moleküle im Raume erklären.

Bedeutsame Ergebnisse hatten die Studien der flüssigen Kristalle, durch die noch weitere tiefgreifende Umgestaltungen unserer Theorien über Kristallographie und Molekularphysik zu erwarten sind. Die Kristallenergien äußern sich durch die verschiedenartigsten Phänomene, von denen hier besonders die Schraubungsphänomene interessieren.

Durch Wallerant's Untersuchungen war bereits bekannt, daß durch Aufnahme fremder Moleküle, besonders optisch aktiver Stoffe, in das Raumgitter eines Kristalls schraubenförmige Verdrehungen erzeugt werden, welche nach O. Lehmann's Meinung auf den spiralen Bau dieser Moleküle zurückzuführen sind.

Bei flüssigen Kristallen hat besonders das Kolophonium die Wirkung, Schraubenstruktur und Zirkularpolarisation hervorzubringen, speziell dessen Abietinsäure (Vorländer und Janecke), von der schon sehr geringe Mengen zur „zirkularen Infektion" genügen.

Bei Paraazoxyphenetol erzeugen Olivenöl oder Cholesterylbenzoat entgegengesetzte Drehung wie Kolophonium und Abietinsäure, und zwar scheint nach Abbildungen O. Lehmann's Cholesterylbenzoat Rechtsschraubung hervorzurufen.

Diese Phänomene treten besonders deutlich an Kapillarsäulen des tropfbar-flüssig-kristallinischen Paraazoxyphenetols hervor. Die Ganghöhe war von der Konzentration des Zusatzes abhängig, durch Zusatz beider autogonistischer Substanzen trat Kompensation ein.

Zuweilen entstanden auch bei homogenen Säulen kristallinischer Flüssigkeiten Spiralstrukturen, wenn das Temperaturgefälle zwischen Unter- und Oberseite verstärkt wurde. Ebenso war eine scheinbare Rotation der Tropfen in Olivenöl als Lösungsmittel und in entgegengesetztem Sinne bei Kolophonzusatz bemerkbar. Bei Tropfen, die Olivenöl und sehr wenig Kolophonium enthalten, lassen sich Oszillationen verbunden mit regelmäßigem Wechsel der Struktur nachweisen.

Ferner sah O. Lehmann beim Zusammenfließen zweier angeschmiegter, gleichförmig grau erscheinender Tropfen flüssiger Kristalle in beiden Tropfenhälften entgegengesetzte Schraubenstruktur; es fand also ein symmetrischer Ausgleich statt.

§ 5. Auch im Makrokosmus erkennen wir das Schraubungsprinzip. Die Bestimmung der Drehungsrichtung unseres isoliert gedachten Planetensystems würde nicht eindeutig möglich sein, da wir ja die Bewegung einem bestimmten Weltpole, aber ebensogut auch dem anderen Weltpole zuordnen können. Diese doppelsinnige Deutung vermeiden wir, wenn wir definitionsgemäß berücksichtigen, daß das ganze System eine Bewegung in der Richtung nach einem Punkte im Sternbilde des Herkules ausführt. Die Bewegungsrichtung entspricht dabei einer Deklination plus 28° (Rektaszension ca. 269 bis 277°)[1]. Dann können wir eindeutig z. B. die Drehung unserer Erde als Rechtsdrehung, die aus der Erdbahnbewegung und Bewegung des Sonnensystems zusammengesetzte Bewegung als Rechtsschraubung bezeichnen.

Allen Planeten kommt bemerkenswerterweise der gleiche Drehungssinn zu. (Eine ähnliche Konstanz findet sich auch bei Wirbelwinden.)

Berücksichtigt man außer der Bahn des Planeten dessen Eigenrotation, so bildet die Bahn eines Punktes der Erdoberfläche eine superponierte Schraubung II. Ordnung; eine ähnliche Kurve finden wir (s. u.) bei der Körperform von gewissen Spirochaeten.

Theoretisch ist die Annahme schon als Analogieschluß aus den Befunden im Mikrokosmos berechtigt, daß es auch linksdrehende Systeme gibt.

§ 6. Das in der allgemeinen Physik herrschende Schraubungsprinzip muß auch in der Morphologie und Physiologie der Organismen in irgendwelchen Formen zum Ausdruck kommen, sowohl in der Wachstumsbewegung einzelner Teile, als auch in der Bewegung des gesamten Organismus.

Wie die Ortsbewegung einerseits nach biostatischen Gesetzen die bilaterale Symmetrie des Organismus begründet, führen andererseits Bewegungstendenzen beim Wachstum und gewisse Bewegungen des ganzen Organismus zur Unterordnung unter das dualistische

1) Herrn Geheimrat Galle-Potsdam bin ich für gütige Auskunft in astronomischen Fragen zu großem Danke verpflichtet.

Schraubungsprinzip. Bilaterale Symmetrie und Schraubung sind daher, allerdings in verschiedenartigem Sinne, Funktionen der Bewegung. Um hier eine Übereinstimmung in der Bezeichnung des Drehungssinnes zu erzielen, muß definitionsgemäß die Bestimmung bei Organismen immer beim Anblick in der Richtung der Bewegung (von uns fort), resp. des Längenwachstums oder Höhenwachstums (negative Gravitationsrichtung) erfolgen.

Einen allmählichen Übergang von einem Drehungssinn in den anderen im Sinne einer Variation gibt es hier nicht, sondern nur ein Entweder — oder. Es werden daher die von der Norm abweichenden Formen hier zunächst nicht als Varianten (z. B. Linksvarianten) bezeichnet, sondern als Heterotypen oder inverse Formen.

§ 7. Schon bei den niedersten einzelligen Organismen findet man Schraubungssymptome, so bei den wellenförmigen Vibrionen und schraubenförmigen starren Spirillen. Diese erregen nach Nägeli-Schwendener und Ferd. Cohn bei Drehung um ihre Achse die Sinnestäuschung der Schlangenbewegung trotz der starren, unveränderlichen Form. Besonders ausgeprägt ist die Schraubung bei Spirochaeten mit korkzieherartig fixierter, fast starr erscheinender Gestalt mit mehr oder weniger zahlreichen, meist gegeneinander symmetrischen Windungen („welche untereinander meist den gleichen Radius besitzen" Doflein). Die relativ große, im Süßwasser lebende *Spirochaeta plicatilis* Ehrenberg zeigt eine doppelte Schraubung, indem sich außer den kleinen Schraubenwindungen noch eine superponierte Schraubung zweiter Ordnung findet. Die Rotation findet nach Doflein in der Richtung des Uhrzeigers und auch in entgegengesetzter Richtung statt; es fehlt hier die Angabe, ob sich dabei auch die Bewegungsrichtung umkehrt. Speziell bei *Spirochaeta pallida* sind die Windungen konstant mit bestimmtem Schraubenwinkel, die Spirale ist nach Schaudinn „präformiert"; bei *S. pallida* läßt sich der Schraubungssinn wegen der Kleinheit des Objektes nicht mit Sicherheit bestimmen. Jaffé bildet bei *Spirochaeta culicis* Linksschraubungab.

Schraubungsphänomene sind ferner bei Trypanosomen angedeutet, bei Radiolarien u. a. deutlich ausgeprägt.

§ 8. Unter den Pflanzen kommt das Schraubungsprinzip besonders deutlich bei Schlingpflanzen zum Ausdruck. Als fast gesetzmäßige Erscheinungen sind dabei hervorzuheben die Prävalenz der Rechtswindung und die Unveränderlichkeit des Schraubungssinnes innerhalb der Spezies. Man findet konstante Rechtsschraubung bei *Phaseolus multifl.*, *Convolv. sep.*, *Aristolochia*, *Ipomoea purp.*, *Menispermum can.* etc., Linksschraubung dagegen u. a. bei *Humulus lup.*, *Lonicera caprif.*, *Polygonum convolv.*, *Testudinaria eleph.* Bei einzelnen Pflanzen, z. B. *Polygonum compl.* und *Solanum dulc.* finden sich allerdings einzelne Individuen und selbst einzelne Sprosse desselben Individuums mit gegensinniger Windung. Es kommen auch

freie Windungen vor, besonders unter ungünstigen Wachstumsbedingungen.

Spirale Anordnung findet sich bei Blattanlagen; bedeutsam ist die von van Iterson festgestellte Übereinstimmung in den Gesetzen der Anlegung neuer Blätter und der Kammern von Foraminiferen. Eine morphologische Schraubungserscheinung läßt sich in der Blattordnung z. B. von Blüten nachweisen („spirotrophes Wachstum"). So kann man nach Brenner bei der oberflächlich betrachtet symmetrisch erscheinenden *Saxifraga granul.* eine R.- und L.-Form analysieren. Ein anderes ätiologisches Moment spielt wohl bei der Rollung des ersten Blattes von Sämlingen, da man nach Compton bei der zweireihigen Gerste R.- und L.-Schraubung in annähernd gleichem Verhältnisse (42 : 58) findet. Nur muß die Bezeichnung Comptons: „linkshändige Faltung" im Sinne der Einrollung des Blattes als Rechtsschraubung bezeichnet werden.

Schraubungserscheinungen zeigen besonders auch verschiedene Früchte; bei Fruchtständen mit raumgitterartig angeordneten Früchten (*Pinus, Helianthus, Ananassa* etc.) finden sich beide Schraubenrichtungen an demselben Körper (Parastichien).

Interessant sind die von Compton aufgedeckten Beziehungen zwischen der Lage des Samens im Fruchtstand und der späteren Rollung des ersten Blattes. Danach gehen aus den Körnern der jedesmaligen linken Reihe der paarigen Fruchtreihen linksgeschraubte (im obigen Sinne) erste Blätter hervor; doch handelt es sich nach Compton dabei nicht um erbliche Anlagen. Die Samenanlagenfächer der Fruchtknoten von *Aesculus* zeigen R.- und L.-Formen, für deren Zusammensetzung im ganzen Fruchtknoten nach Löwi die Wahrscheinlichkeitsrechnung sich anwenden läßt.

Die Zelle der Fadenalge *Spirogyra* enthält nach Abbildung in Verworn's Allg. Physiologie eine rechtsgeschraubte Chlorophyllbandspirale, nach Nägeli und Schwendener dagegen eine linksgeschraubte.

Die Schraubenstruktur kommt bei Pflanzen oft durch Quellung zum Vorschein. Bei Schachtelhalmsporen erfolgen die schnellen Bewegungen der Zellulosemembranen (Elateren) unter schraubenförmiger Anlagerung an den Sporenkörper infolge Quellung. Andererseits erfolgt beim Storchschnabel (*Erodium cicut.*) die Rechtsschraubung der behaarten Fahne des Samens durch Entquellung (Verworn).

§ 9. Bei den Tieren ist ebenfalls ein Vorwiegen der Rechtsschraubung feststellbar.

Als Typus für die Schraubenerscheinungen können die Schnecken gelten. Auch bei diesen ist neben der Prävalenz der Rechtsschraubung (Fischer und Bouvier) noch die Bedeutung des Windungssinnes als konstantes Gattungssymptom zu erwähnen.

Es kommen aber auch Heterotypen einer Gattung vor, z. B. die *„aberratio sinistrorsa"* der Weinbergschnecke; diese Linksform

ist aber selten und nach Lang nicht erblich. Bei *Helix pom.* fand de Mortillet unter 18000 Exemplaren 6mal (= 0,03 %) Linksformen (zit. Fischer-Bouvier). Die örtliche Häufung der Linkstypen soll allerdings nach Haecker für einen Einfluß der Vererbung sprechen. (Bei den Schnecken *Amphidromus* und *Achatinella* sollen ungefähr ebensoviele R.- und L.-formen vorkommen). Nach P. Hesse sind Linksschnecken meist zum Cölibat verurteilt.

Es gibt auch „falsch" gewundene (hyperstrophe und heterostrophe) Gehäuse bei gegensinnig gewundenen Schnecken, sowie plötzliche ontogenetische Umkehr des Windungssinnes.

Die Schraubungsrichtung ist hier nicht so zu deuten, daß das Wachstum vom Ursprung aus in Richtung einer Abwärtsschraubung erfolgt, denn das Wachstum kann nicht ohne Unterstützungspunkt quasi in der Luft beginnen. Sondern das Gehäuse wird im Sinne der Aufwärtsschraubung (besonders bei Wassertieren in der Richtung des Auftriebes) verschoben.

Bei Muscheln, z. B. *Isocardia*, ist der Wirbel der rechten Schalenhälfte links-, der anderen rechts gewunden. Auch unter Kephalopoden und Pteropoden gibt es regelmäßig (links) geschraubte Formen (*Turrilites*, *Spirialis*).

Im indischen Volke scheint ein besonderes Interesse für den Windungssinn der Schnecken wohl infolge der Verwendung als Münze verbreitet zu sein. Die Statue des Wischnu trägt immer in der linken Hand eine linksgewundene Turbinella; ein Inder zahlte für eine solche Linksturbinella (Tjanko genannt) 1000 Franken (Fischer-Bouvier).

Zur Feststellung des ätiologischen strophogenen Faktors ist die retrograde morphologische Erforschung des embryonalen Wachstumsprozesses erforderlich. Es gelang so, nachzuweisen, daß der Schraubungssinn schon am Spiraltypus der Furchung mit Schrägstellung der Kernspindel erkennbar ist (Compton).

Crampton und Kofoid fanden 1894, daß sich bei den Linksschnecken *Physa* und *Planorbis* die Schraubung schon vor der 2. Teilung nachweisen läßt. Bei *Crepidula* beginnt die Rechtsschraubung nach Conklin schon mit der 1. Teilung und wird sichtbar, wenn die vier am vegetativen Pole gelegenen Makromeren zur Bildung des fünften „Mikromerenquartetts" schreiten. Daß schon beim Reifungsprozeß an der Kernspindel eine Schraubungsrichtung zu erkennen sei (Merk, Kostanecki und Wierzejski), konnte Conklin nicht bestätigen. Conklin sieht den ätiologischen Faktor in der Umkehrung der Polarität des Eies.

Eine Schraubenstruktur läßt sich aber schon im Zellkern nachweisen. K. C. Schneider fand nämlich in jedem Tochterchromosom bei der Salamanderlarve zwei aneinandergelegte Spiralen, auf die allein sich die chromatische Substanz beschränkt und die auch während der Kernruhe als farblose Fäden bestehen bleiben. Es wäre wichtig, festzustellen, ob sich hier schon Gesetzmäßigkeiten bezüglich des Schraubungssinnes ergeben.

Auch an der kontraktilen Substanz findet man Schraubungsvorgänge, z. B. bei der Geiselbewegung. Der sogenannte Muskel-

faden im Stile der *Vorticella* im Zustande der „Kontraktion" Rechtsschraubung, könnte man hier nicht, ähnlich wie es Pütter für die Stäbchen der anisotropen Schicht der quergestreiften Muskulatur annimmt, vermuten, daß im Zustande der „Kontraktion" eine Entspannung stattfindet, und daß die die Schraubenform bewirkende Substanz des Vortizellenfadens im „Ruhezustande" gleich einer Feder gespannt ist? Die Spannungsänderung wird dann eventuell durch osmotische Vorgänge durch die Stilscheide bewirkt. Die Struktur der „doppeltschräggestreiften" Muskulatur der Mollusken und einiger Würmer ist vielleicht durch eine Schar von Spiralbändern bedingt; diese ist nach Abbildungen (Ballowitz) bei *Sepia rondel.* links geschraubt.

Ein eigentümliches Phänomen ist die alternierende Drehung von Organen bei Cestodenproglottiden; bei *Taenia solium* finden sich die Genitalpapillen abwechselnd an der rechten Seite einer Proglottide und an der linken der folgenden etc. Bei Würmern findet sich auch die Prävalenz eines Schraubungssinnes. Zur Straßen fand unter 125 Individuen von *Ascaris megal.* nur 4 inverse Formen. Spiralwindung des Darmes findet sich bei vielen festsitzenden Tieren, z. B. Crinoiden.

Völlig symmetrische Formen können, wie bereits in § 2 erwähnt, Bewegung und Lagerung in Schraubenrichtung zeigen. Bei der Enzystierung (z. B. *Trichina spiralis*) dürfte dabei das Prinzip der minimalen Oberfläche der Kapsel maßgebend sein. Viele Ortsbewegungen sind schraubenartig, wobei aber infolge des Körperbaues oder der ebenen Bewegungsbasis (Kriechtiere) eine Dimension verschwinden kann, so daß eine wellenähnliche Bewegung resultiert. Beim Borstenwurm Tubifex ist die Grundform der Bewegung des Hinterleibes nach Szymanski die Spiralenform (nach Abbildung Linksschraubung).

Bei Vertebraten seien zunächst die gesetzmäßigen embryologischen Drehungsprozesse am Intestinaltraktus nebst Anhängen, des Herzens etc. erwähnt. Conklin weist darauf hin, daß bei bilateral vorhandenen Organen die Inversion der Wahrnehmung entgehen kann. Die Nabelschnurarterien verlaufen in Linksschraubung zur Plazenta. Die am Muskel nachgewiesenen „Noniusperioden" führen Heidenhain zu der Theorie der Schraubengänge, daß also z. B. die Telophragmen eine Wendeltreppe mit sehr geringer Steigung bilden.

Das Schraubungsprinzip kann besonders deutlich an epithelialen Körperanhängen, wie Haaren, Hörnern, Geweihen zum Ausdruck kommen.

Bei der Geweihbildung findet sich häufig die Tendenz zur Schraubung; in hohem Grade tritt dies bei den „Korkziehergeweihen" hervor. V. Haecker glaubt, daß bei diesen nicht nur mechanische Faktoren, wie Verletzung der Stirnzapfen und Hinterextremitäten oder Stoffwechselstörungen, wie Lungenseuche (Strongylosis), sondern auch eine „Keimesvariation" in Betracht komme. Der Schraubungssinn entspricht zuweilen nicht der Körperseite. So haben manche Schafe oder Ziegen das rechte Horn rechts-, andere linksgewunden. Der „genetische Gabelpunkt" (V. Haecker) ist hier vielleicht in der Anlage der Blutgefäße in dem das präostale Bildungsgewebe umhüllenden, wachstumsleitenden Periost zu suchen, da diese hier am „Wachstumsscheitel" wirbelartig angeordnet sind (Rhumbler). Die beim Menschen selten beobachtete Hornbildung an der Stirn zeigt nach einer Abbildung von Heurtaux an der rechten Seite Rechtsschraubung.

Manche Gelenkflächen zeigen Schraubenform. Dabei ist hervorzuheben, daß der Drehungssinn meist der Körperseite entspricht, also Gelenkflächen der rechten Körperhälfte rechtsgewunden sind (R. Fick). Boegle sucht diese Tatsache zu verallgemeinern und glaubt, daß die Grundform der Bewegungsorgane eine schneckenförmige sei, deren Charakter besonders deutlich an den Gelenkflächen hervortrete.

Als wesentlich ist nochmals hervorzuheben, daß bei bilateralsymmetrischen Organismen Schraubungsprinzip und Symmetrieverhältnis gewöhnlich einander entsprechen (Rechtseite — Rechtsschraubung). Dieser Umstand kann zu der Anschauung einer feineren gegensinnigen Differenzierung des rechts- und linksseitigen Gewebes führen, welche schon in älterer Zeit ausartete in die gesonderte physiologische Betrachtung der beiden Tierhälften, in die Unterscheidung des rechten und linken Menschen.

Wenn Bewegungen und Handlungen infolge besonderer Spezialisierung einseitig ausgeführt werden müssen, so ist es wahrscheinlich, daß diejenige Seite bevorzugt wird, welche auch bei der artspezifischen Schraubungsrichtung den Vortritt hat, also das heißt, bei der Rechtsschraubung die rechte Flanke. Und andererseits können wir aus einer funktionellen Spezialisierung auf die Artspezifität des Schraubungssinnes schließen.

Das stärker beanspruchte Organ zeigt gewöhnlich auch ein morphologisches Übergewicht. Als Beispiel für derartige morphologische oder funktionelle Heteroplasien sei besonders die Heterochelie der Krebse und die Rechtshändigkeit des Menschen erwähnt.

Rechts- und Linkshändigkeit des Menschen hat nach V. Haecker mit der Heterochelie der Decapoden, speziell der poterochieren Krebse gewisse Ähnlichkeit. Wie beim Menschen nach Ausfall der rechten Hand die andere allmählich die Funktion übernehmen kann, so findet sich auch bei Knackscheren von Krebsen eine Funktionsübernahme durch das symmetrische Organ, welche mit morphologischer Umkehr verbunden ist („Scherenumkehr").

Nach Marschall sei bei Landkrabben häufiger die linke, bei nicht schwimmenden Seekrabben die rechte Schere größer. Bei einer Hesperidenart ist die linke Geschlechtszange meist stärker entwickelt.

Beim Menschen bildet bekanntlich die Linkshändigkeit eine Ausnahme (etwa 4 %). Sie zeigt regionale Unterschiede und kann sogar an einzelnen Orten, z. B. auf Celebes, dominieren. Ferner wird sie durch beide Geschlechter übertragen und häufiger bei Männern manifest.

Da die Differenzierung erst im Laufe der ersten Lebensjahre allmählich erfolgt, tritt sie erst später hervor, nach Baldwin etwa im 6. oder 7. Lebensjahre. Eine Angabe von Delaunay, daß Primaten, Carnivoren, Ungulaten, und die meisten Vögel Rechtser seien, bedarf der Revision. Auf die morphogenetischen Erklärungsversuche (Gefäßentwicklung, Herzlagerung, Linkshirnigkeit etc.) sei hier nicht näher eingegangen.

Eine Rechtsschraubung ist jede ungezwungene Bewegung des herabhängenden rechten Armes, z. B. beim grüßenden Handreichen (H. Weber, Encycl. d. Mathem.). Folgt dieser Bewegungsintention der ganze Körper, so resultiert eine Rechtsdrehung des ganzen

Körpers (definitionsgemäß ist eine Bewegung des Systems in der Richtung vom aboralen zum oralen Pol anzunehmen), welche im gewöhnlichen Sprachgebrauch als „linksum"! bezeichnet wird. Die logisch richtigere Bezeichnung „Rechtsdrehung" ergibt sich in diesem Falle auch daraus, daß eine Drehung der rechten Körperhälfte um eine durch den linken Fuß gehende Drehungsachse erfolgt.

Diese Drehung wird bei der Kehrtwendung bevorzugt. Es ist wohl nur eine Folge der Anlernung, daß beim Tanz der andere Drehungssinn beliebter ist, nämlich die Linksdrehung, welche wir aber z. B. als „Rechts"walzer zu benennen gewohnt sind.

Im Zusammenhang mit der Dextromanie sind die gewöhnlichen Handwerksgegenstände (Schraube, Korkzieher) rechsgewunden. Eine Schraubbewegung wird mit der rechten Hand gewöhnlich im Sinne der Rechtsschraubung ausgeführt.

Es wird zweifellos von mancher Seite beanstandet werden, daß die der vorliegenden Abhandlung zugrunde liegende Definition gegen Volksempfinden und Volkssprachgebrauch verstößt. Ich habe diesen Mißstand auch unangenehm empfunden und eine Abänderung der Definition durch Umkehrung der Schraubungsrichtung, welche ja mathematisch gleichberechtigt ist, ernstlich erwogen. Bei physiologischen Betrachtungen ergeben sich aber dann unüberwindbare Widersprüche, so daß also ein Festhalten an der hier gegebenen Definition zweckmäßig ist.

§ 10. Ein Überblick über die geschilderten Tatsachen legt die Vermutung nahe, daß das Schraubungsprinzip, welches bei den verschiedenartigsten Naturereignissen in unserem Planetensystem zur Geltung kommt, sich in einer einheitlichen Weise verwirklicht, wie es die häufige Übereinstimmung und Konstanz zeigt.

Eine Prävalenz der Rechtsschraubung, welche vielleicht ihren tieferen Grund in der Rechtsschraubung des ganzen Planetensystems hat, ist bei den Organismen unverkennbar.

Diese kommt auch bei morphologischen Studien der Symmetrieverhältnisse durch Störungen der bilateralen Symmetrie zugunsten der rechten Seite zum Ausdruck. wie besonders die systematischen Untersuchungen Dunkers zeigen.

Dunker bestimmte die variable Differenzreihe $D(=V_a - V_\varsigma)$, welche entsteht, wenn zwei variable bilateral-homologe Merkmale in unvollkommener Relation zueinander stehen. Vollkommene Symmetrie bestand bei einer Individuengemeinschaft hinsichtlich eines Merkmalpaares dann, wenn dessen Differenzreihe gleichförmig um Null als Mittel variiert. Als Maß der „Kollektivasymmetrie" eines Merkmalpaares bei einer Individuengemeinschaft verwendete Dunker den „Asymmetrieindex" $\alpha = \frac{\Sigma(f^1)\cdot\Sigma(D^1) - \Sigma(f_1)\cdot\Sigma(D_1)}{n[\Sigma(D^1) + \Sigma(D_1)]}$, wobei $\Sigma(D_1)$ die absolute Summe der negativen Differenzen, $\Sigma(f_1)$ die Summe ihrer Frequenzen ist. Dieser Index wird null bei vollkommener Symmetrie, ± 1 bei vollkommener „Asymmetrie" und ein positiver oder negativer echter Bruch bei unvollkommener Symmetrie. Als Maß des individuellen Grades der „Asymmetrie" eines bilateral-homologen Merkmalpaares gilt die relative Differenz seiner Varianten $\frac{V_a - V_\varsigma}{V_a + V_\varsigma}$ mit den Grenzwerten 0 und ± 1.

Diese Berechnungen ergeben, daß fast $^1/_3$ aller Individuen selbst bei fast vollkommener Kollektivsymmetrie des Merkmalpaares sich „asymmetrisch" verhalten und daß ein Überwiegen der rechten Seite erkennbar ist. Es ergibt sich also wieder eine Prävalenz der Rechtsschraubung.

Für die plötzliche ontogenetische Umkehr des Windungssinnes bei Schlingpflanzen und Schnecken müssen wohl äußere besondere Faktoren verantwortlich gemacht werden.

Zur Feststellung des Zeitpunktes, wo das Schraubungsprinzip an einem morphologischen oder biologischen Merkmal des Organismus manifest wird, sind entwicklungsgeschichtliche Studien nötig, die bereits in einzelnen Fällen, wie oben erwähnt, bis zum ersten Furchungsstadium als dem „scheinbaren Gabelpunkte" fortgeschritten sind. Diese Phänokrise ist nach V. Haecker diejenige Phase, von der aus „der äußere Entwicklungsverlauf in den beiden miteinander zu vergleichenden Reihen ein verschiedener ist".

Hier sind wir wohl zur Grenze des Erkennbaren, aber noch nicht zum wirklichen Gabelpunkte gelangt, der vielleicht in intramolekulären Vorgängen zu suchen ist.

Und damit kommen wir in das Gebiet der Hypothesen über bekannte Erscheinungen, die wir auf besondere, innere, „konstitutionelle" Zustände beziehen, deren eigentliches Wesen uns noch unbekannt geblieben ist.

Kerner v. Marilaun sucht bereits die Schraubungskonstanz bei Windungspflanzen durch „eigentümliche Konstitution des Protoplasmas" zu deuten. Auch bei der oben erwähnten Beziehung des Schraubungssinnes zur gleichsinnigen Lage des Samens im Fruchtstande ist wieder gerade die betreffende Lage des Samens vielleicht von demselben konstitutionellen Momente abhängig. Aber auch die Umkehr des Drehungssinnes muß als (innere) Konstitutionsanomalie aufgefaßt werden, die durch äußere mechanische Einflüsse nicht zu erklären ist, wie es Przibram versucht. („Es scheint demnach die Rechtswindung von vornherein den Embryonen zuzukommen und nur infolge mechanischer Störungen gelegentlich in einzelnen Exemplaren umgekehrt zu werden.")

Zur Straßen wagte sich gelegentlich seiner Askaridenstudien nur zu der Annahme vor, daß die „asymmetrische Verteilung von Anlagen" „schon im Ei oder in dessen Kern entschieden" ist.

E. Mach gelangt auf deduktivem Wege bei Erörterung des physiologischen Raumes zu der Annahme: „Möglicherweise liegt diese Anisotropie schon in den Elementarorganen, aus welchen sich unser Leib zusammensetzt."

Bezüglich entwicklungsgeschichtlicher Schraubungserscheinungen wirft Haecker die Frage auf, ob hier schon eine „Asymmetrie" der Molekularstruktur maßgebend sei. Diese molekuläre Konstitution muß dann im ganzen Zellstaate vorhanden sein.

Mag also das Schraubungsphänomen der Organismen der Ausdruck einer besonderen intramolekularen oder intrazellularen Kon-

stitution sein, so ergibt sich die Frage, auf welche Weise die heterotypen (inversen) Formen zustande kommen, deren Verwirklichung zunächst nicht durch allmähliche Variation, sondern durch plötzliche, kryptogenetische Mutation möglich erscheint (cf. § 6).

Unter Bezugnahme auf die bei flüssigen Kristallen festgestellten Tatsachen können wir auch bei Organismen analoge Verhältnisse vermuten. Es muß in der lebenden Substanz ein Medium vorhanden sein, welches gewissermaßen der materielle Träger des Schraubungsphänomens ist, eine Substanz, deren vielleicht selbst schraubenförmige Moleküle sich in Schraubenform aneinanderfügen und das formbestimmende Gerüst der lebenden Materie darstellen. Dieses Medium möge Strophoplast heißen. Die Verwirklichung (Aktivierung) der Schraubenformung erfolge durch strophogene Komplemente, welche auf den Strophoplasten wirken. Es mögen ein die Rechtsschraubung des Strophoplasten bestimmendes Rechtskomplement und ein entsprechendes Linkskomplement in der lebenden Materie in der Konstellation vorhanden sein, daß das Rechtskomplement überwiegt und daher den strophogenen Ausschlag gibt; das organische lebende System gestaltet sich dann in R.-Schraubungssinn. Die hier beschriebene Zusammensetzung bestimme die normale Konstitution des Systems, in komplizierterer Weise des ganzen Organismus. Nun kann die Menge der strophogenen Komplemente variieren und bei verschiedenen Varianten einer Spezies z. B. das Linkskomplement eine relative Zunahme erfahren. Es kann dann schließlich der kritische Punkt erreicht werden, an dem das Linkskomplement das Übergewicht über das Rechtskomplement hat, so daß die Krise durch Inversion des Schraubungssinnes, durch Entstehen von Heterotypen in Erscheinung tritt. In diesem Sinne können also die Heterotypen als Varianten einer Spezies aufgefaßt werden, während ohne die hier gegebene morphogenetische Theorie die Heterotypenbildung sich nicht als Variation deuten ließ. Es ergibt sich die weitere interessante Kombination, daß bei einer in der Nähe des kritischen Punktes liegenden chemischen Konstellation nur eine geringe quantitative Änderung eines Faktors genügt, um eine wesentliche Änderung der Konstitution zu bedingen.

So bestechend diese Theorie zunächst erscheint, vermag sie doch nicht die heterotypen Kombinationen bei bilateral-symmetrischen Formen (also L.- und R.-Form bei demselben Individuum) zu erklären. Es sind wohl hier außerdem rein physikalische Kräfte, z. B. Spannungen, als örtliche Faktoren wirksam; so können ja auch entsprechende (cf. § 4) symmetrische Erscheinungen bei flüssigen Kristallen gefunden werden.

Je einfacher die Fragestellung, desto eher können wir eine Lösung erwarten. Wir bleiben aber bei der Untersuchung dieses scheinbar einfachen Phänomens vor vielen Rätseln stehen, deren Dunkel sich vielleicht allmählich lichten wird.

Referate.

J. Wilhelmi, Die angewandte Zoologie als wirtschaftlicher, medizinisch-hygienischer und kultureller Faktor.

Berlin 1919, Julius Springer. 88 S. geh. 5 Mk.

Es ist in den letzten Jahren des öfteren darauf hingewiesen worden, wie sehr die angewandte Zoologie lange Zeit in Deutschland als Stiefkind der Wissenschaft vernachlässigt worden ist. So berechtigt diese Feststellung bis vor kurzem war, im Verlaufe der Kriegsjahre wurde stetig mehr die wirtschaftliche Bedeutung der praktischen Tierkunde nach ihrem wahren Werte erkannt, und mit dieser Erkenntnis wuchs auch in gleichem Maße ihr Ansehen in wissenschaftlichen Kreisen. Man erkannte in ihr ein Betätigungsfeld, auf dem noch reiche Früchte abzuernten waren. Zahlreiche Kräfte stellten sich in ihren Dienst und im Laufe weniger Jahre sind eine ganze Reihe hochwichtiger Forschungen mit bestem Erfolge durchgeführt worden, die an ihrem Teile mithalfen, unserem Vaterlande die schwere Kriegszeit zu erleichtern.

Wenn nun auch in wenigen Jahren die Versäumnisse von Jahrzehnten nicht nachgeholt werden konnten, so ist es doch heute schon möglich, über die hohe wirtschaftliche und hygienische Bedeutung der angewandten Zoologie einen Überblick zu geben, eine Aufgabe, die sich Verfasser in vorliegendem Büchlein gestellt hat und die zu lösen, ihm wohl gelang. Prof. Wilhelmi, der seit Jahren in seinem Spezialarbeitsgebiet, der Wasserhygiene, für die vollgültige Anerkennung der wasserwirtschaftlichen Zoologie, die bisher nur als Hilfsdisziplin der Chemie aufgefaßt wurde, eintrat, hat während der letzten Kriegsjahre auch als angewandter Entomologe grundlegende Untersuchungen, wie z. B. über den Wadenstecher oder die kleine Stubenfliege anstellen können. Er ist also als Mitstreiter sehr wohl berufen, über die angewandte Zoologie als wirtschaftlichen Faktor ein Urteil zu fällen.

Wilhelmi bespricht zuerst die wirtschaftliche Zoologie, die er in wasserwirtschaftliche und landwirtschaftliche Zoologie trennt. (Leider ist letztere auf Kosten der ersteren stark in den Hintergrund geschoben worden.) Ebenso wie über diese beiden Unterabteilungen der angewandten Zoologie ist wohl auch über den Wert der medizinisch-hygienischen Zoologie kein Wort der Erklärung vonnöten. Dagegen wird der Begriff der kulturellen Zoologie, wie ihn Wilhelmi prägt, manchem Leser einer Erklärung bedürfen. Verfasser geht von der Ansicht aus, daß der kulturelle Wert der gesamten Zoologie erst durch die Ausbreitung ihrer wissenschaftlichen, wirtschaftlichen und medizinisch bezw. hygienischen Errungenschaften unter weiteren Kreisen des Volkes wirklich zur Geltung kommt, er faßt deshalb, besonders dieser Ausbreitung dienstbar, „gewissermaßen als angewandte Gebiete der kulturellen Zoologie“ die populär-wissenschaftliche und Schul-Zoologie, das zoologische Schaustellungswesen, die praktische Liebhaberzoologie und das zoologische Kunstgewerbe auf.

Das anregend geschriebene Büchlein, das Prof. Korschelt in Marburg zum 60. Geburtstag gewidmet ist, stellt eine treffliche Übersicht dar über das Wesen und den Wert der angewandten Zoologie. Es verdient einen großen Leserkreis.

H. W. Frickhinger, München.

Die Heuschreckenplage und ihre Bekämpfung.

Auf Grund der in Anatolien und Syrien während der Jahre 1916 und 1917 gesammelten Erfahrungen dargestellt und im Auftrag des Kaiserlich-Osmanischen Landwirtschaftsministeriums unter Mitwirkung von Dr. V. Bauer, Dr. G. Bredemann, Dr. E. Fickendey, Dr. W. la Baume und J. Loag herausgegeben von Dr. H. Bücher, kaiserl. Regierungsrat. Mit 11 Karten, 33 Textabbildungen und 42 Abbildungen auf 20 Tafeln. Monographien zur angewandten Entomologie. Beihefte zur Zeitschrift für angewandte Entomologie Nr. 3 (Beiheft 1 zu Bd. V), Berlin 1918, Paul Parey. 274 S. geh. 10 Mk.

Die Heuschreckenplage in Anatolien, Syrien und Palästina ist uralt. Wenn es nun auch zu jeder Zeit in irgendeinem Teile des Landes Heuschreckenschäden gibt, so ist das Auftreten der Heuschrecken in großem Umfange doch an bestimmte Perioden gebunden, die wegen ihres außerordentlichen Eingriffes in die Wirtschaft großer Teile des Landes der Bevölkerung als Heuschreckenjahre, d. h. als Hungerjahre in der Erinnerung bleiben. Auch in die Kriegszeit fiel ein solches Hungerjahr. Im Jahre 1915 waren zwei Arten von Wanderheuschrecken in Türkisch-Kleinasien in ungeheuren Mengen aufgetreten, die marokkanische Wanderheuschrecke (*Stauronotus maroccanus*) und die ägyptische Wanderheuschrecke (*Schistocerca peregrina*). Durch diese Heuschreckenplage war die Ernte weiter fruchtbarer Gebiete vernichtet worden. Um derartige Gefahren der Ernährungswirtschaft für die Zukunft auszuschließen, entschloß sich die türkische Regierung die Bekämpfung der Heuschrecken einem Stabe deutscher Gelehrter unter der Leitung von Regierungsrat Bücher zu übertragen. Die Aufgabe der Kommission bestand vor allen Dingen darin, eine Organisation zu schaffen, mit der es gelingen konnte, der Heuschreckenplage Herr zu werden. Dies Ziel konnte nur dann erreicht werden, wenn die gesamten bisher versuchten Methoden systematisch durchgeprüft, die bestbewährte nach Möglichkeit ausgebaut und verbessert und vor allem die Bevölkerung selbst allmählich zu immer intensiverer Mitarbeit herangezogen wurde. Diese ihre Aufgabe haben die deutschen Gelehrten, man darf wohl sagen, in glänzender Weise gelöst.

Die Bekämpfung der Heuschreckenschwärme gelang am besten durch den Bücher'schen Zinkapparat, eine einfache Abfangmethode, die den Wandertrieb der Schädlinge mit Nutzen verwertet. War es für die Abfangmethoden schon zu spät, so erzielten die Forscher durch Anwendung von chemischen Mitteln, vor allem mit Urania-Grün die besten Erfolge. Zugleich mit den Maßnahmen der besten Bekämpfung wurde von den Zoologen der Expedition, zuerst von Dr. V. Bauer und dann von Dr. W. la Baume die biologischen Verhältnisse der Heuschrecken genau studiert. Letzterer berichtet in dem Sammelwerk ausführlich über die Erfahrungen bei seinen Untersuchungen über Morphologie und Entwicklung, über Physiologie und Lebensgewohnheiten und endlich über die natürlichen Feinde der Schädlinge.

Die Bücher'sche Heuschreckenmonographie gibt eine grundlegende Darstellung der gesamten Heuschreckenfrage und zeugt von dem unermüdlichen Tatendrang, mit dem die deutsche Wissenschaft während des Weltkrieges in der Heimat und im Gebiet unserer ehemaligen Bundesgenossen sich unvergängliche Lorbeeren erworben hat.

H. W. Frickhinger, München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel
Professor der Botanik

und

Dr. R. Hertwig
Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland

Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band | **Dezember 1919** | **Nr. 12**

ausgegeben am 28. Januar 1920

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: **S. Galant**, Über die Entstehung von Variationen bei Anemone hepatica. S. 529.
P. Buchner, Zur Kenntnis der Symbiose niederer pflanzlicher Organismen mit Pedikuliden S. 535.
V. Franz, Lichtsinnversuche an Schnecken. S. 540.
Wilh. Goetsch, Neue Beobachtungen und Versuche an Hydra. 2. Teil. S. 544.
Referate: **H. Lundegardh**, Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln.
Derselbe: Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. S. 557.
Bastian Schmid, Deutsche Naturwissenschaft, Technik und Erfindung im Weltkriege. S. 559

Über die Entstehung von Variationen bei Anemone hepatica.

(Mit 2 Tab. u. 2 Fig. im Text.)

Von **Dr. S. Galant**, Bern-Belp.

I.

Bohn[1]) stellt die Formel: La nature a horreur de la variation, auf und verleiht ihr die Kraft eines Gesetzes, indem er überall in der Natur den Streit dieser letzteren gegen das Auftreten von Variationen sieht. Gelingt es z. B. auf künstlichem Wege Variationen hervorzurufen, so kann man konstatieren, daß die Abweichungen vom Typus nach einiger Zeit nicht nur nicht weiter fortschreiten, sondern sogar ein Stillstehen, also eine Tendenz zur Norm zurückzukehren, aufweisen: L'effet d'une variation s'oppose à cette variation, sagt Bohn.

Das mag für die Beispiele künstlicher Herbeiführung von Variationen, die Bohn anführt, sowie für manche pathologische Fälle (Tuberkulose) gelten. Ob man aber jede Variation als Krankheit anzuschauen im Rechte sei und so dem „Gesetze“: La nature a horreur de la variation Allgemeingültigkeit verleihen könne ist doch nicht ohne weiteres zuzulassen. „Un individu qui subit une variation est un malade[2]). Or, un malade, ou bien meurt, ou bien lutte contre la maladie.“ Auf dieser Behauptung — eine Variation sei eine Krankheit — baut Bohn sein Gesetz und die sich an dieses anschließende Theorie. Aber Bohn versucht es nicht einmal zu beweisen, daß jede Variation wirklich eine Krankheit sei, was er doch unbedingt begründen sollte, bevor er sein Gesetz aufstellte. Ohne diese Begründung entbehrt seine Theorie jede feste Stütze und läßt Tür und Tor für die Kritik offen.

Nun aber braucht man nicht Kritik zu treiben, um die Ansicht Bohn's von der Variation als einer Krankheit für den Tatsachen nicht entsprechend zu erklären. Die Natur spricht für sich allein. Sehen wir uns in der Natur um, so überzeugen wir uns leicht, daß sie von Variationen strotzt, die als krank aufzufassen kein Grund vorliegt. Von dem Typus abweichende Variationen weisen keine Spur irgendwelcher verminderter Lebensfähigkeit auf und gedeihen ebensogut wie der Typus. Wir können es nicht für alle Lebewesen mit derselben Gewißheit, wie für die Pflanzenwelt, wo die Variationen außerordentlich häufig sind und wo die Individuen, die mit der Variation behaftet sind, sich sonst kaum von dem Typus unterscheiden, behaupten. Als Beispiel wollen wir hier unsere Untersuchungen über die Variationen der *Anemone hepatica* anführen.

Wir lasen unsere Leberblümchen zusammen auf dem Belpberg (985 m). Die *Anemone hepatica* ist auf diesem Berge ziemlich verbreitet und man findet sie auf vielen Abhängen des Berges. Besonders häufig ist aber das Leberblümchen auf jenem Abhang des Belpberges, wo die Ruine Hohburg sich befindet. Dieser Abhang ist ganz blau von Leberblümchen und die meisten unserer Exemplare stammen von der Hohburg her.

Unsere Statistik betrifft 1729 Exemplare. Die Absicht, die Zahl der Exemplare auf 2000 zu erhöhen, war durch die Witterung vereitelt. Am 30. März fing es an zu schneien. Der Schneefall dauerte ununterbrochen bis zum 3. April. Unterdessen mußten wir Bern verlassen und blieben bei der Zahl 1729 stehen. Die Resultate unserer Untersuchungen leiden darunter nicht, denn die 271 Exemplare, die wir noch zusammenlesen sollten, hätten uns kaum etwas neues gebracht.

1) Bohn, La naissance de l'intelligence. Bibliothèque de philosophie scientifique. Paris 1909.

2) Von Bohn gesperrt.

Wir lenkten unsere besondere Aufmerksamkeit bei der Betrachtung der Variationen der *Anemone hepatica* nur auf die Zahl der Kronen- und Kelchblätter[3]) jedes Exemplars. Die verschiedenen anderen Variationen (Länge des Stengels, Form der Kronen- und Kelchblätter, Farbe u. s. w.) ließen wir außer acht, da eine Berücksichtigung aller dieser Umstände unsere Arbeit zu kompliziert machen würde und sich auf eine größere Zahl von Blumen nicht ausdehnen könnte. Wir haben uns nur im allgemeinen alle möglichen vorkommenden Variationen gemerkt, ohne eine genaue Statistik für sie aufzustellen, wie für die Zahl der Kelch- und Kronenblätter.

Für gewöhnlich hat die *Anemone hepatica* 6 Kronenblätter und 3 Kelchblätter. Nun aber kann die Zahl der Kronenblätter in den Variationen des Leberblümchens zwischen 5—11, diejenige der Kelchblätter zwischen 2—5 schwanken. In unseren 1729 Exemplaren verteilen sich die Leberblümchen nach der Zahl der Kronen- und Kelchblätter folgendermaßen:

Tabelle 1.

Zahl der Kronenblätter	Zahl der Blumen
5	7
6	1180
7	436
8	82
9	16
10	6
11	2

Tabelle 2.

Zahl der Kelchblätter	Zahl der Blumen
2	9
3	1665
4	51
5	4

Wenn wir nun die zwei Tabellen vergleichen, so merken wir, daß die Variationsmöglichkeiten der Kronenblätter größer als die der Kelchblätter und daß die Kelchblätterzahl sich durch eine größere Beständigkeit als die der Kronenblätter sich auszeichnet. Während bei den Kronenblättern auf 1729 Exemplare 549 für die Variationen abgehen, so fallen auf dieselbe Zahl von Individuen für die Variationen der Kelchblätter nur 64 Exemplare. Dieser Unterschied in der Variationsmöglichkeit hängt mit der normalen Zahl der Kelch-

3) Was wir da Kelchblätter nennen, sind keine eigentlichen Kelchblätter. Wir nennen sie dennoch Kelchblätter bequemlichkeitshalber und weil, wie wir bald hören werden, die Blätter, die wir als Kelchblätter bezeichnen, in Kronenblätter sich umwandeln können.

und Kronenblätter der Blume zusammen. Die doppelte Zahl der Kronenblätter verschafft mehr Spielraum für Variationen, als es die Kelchblätter tun könnten.

Die Tabellen zeigen auch, daß es kaum gerechtfertigt ist, Variationen als Krankheit aufzufassen. Die Variationen sorgen mehr für das Weitergedeihen einer Art als für seine Degeneration. Auf 1729 Individuen kommen nur 7 Individuen vor, die eine unter der Norm stehende Zahl von Kronenblättern aufweisen, während die Exemplare, die einen Überschuß aufzuweisen haben, 542 sind.

Es handelt sich aber in vorliegender Arbeit nicht darum, über die Bohn'sche Theorie zu diskutieren. Für die Entstehung der Variationen ist es ganz gleichgültig, wie man diese letzteren auffaßt. Leider ist aber über diese Entstehung selbst nicht viel zu berichten, wenn wir auch manche Tatsache auf diesem Gebiet mit Bestimmtheit bei unseren Untersuchungen herausfinden konnten.

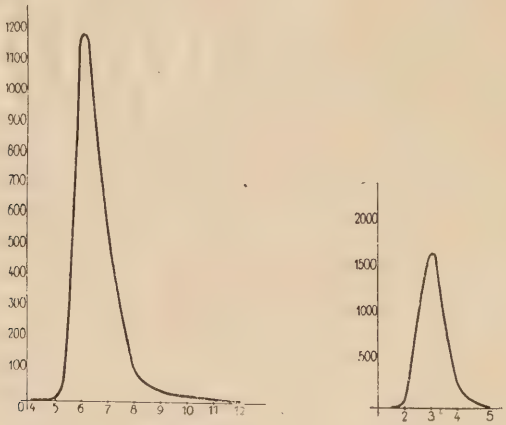


Fig. 1. Kurvendarstellung der Tabellen 1 u. 2.

In den meisten Fällen standen wir sozusagen vor einer vollzogenen Tatsache. Da ist ein Exemplar von *Anemone hepatica*, das 8 oder 9 und 11 Kronenblätter besitzt, die sich kaum voneinander und von den Blättern anderer mit normaler Zahl von Kronenblättern versehenen Blümchen unterscheiden. In vielen Fällen konnte man deutlich sehen, woher ein Überschuß an Kronenblättern herkommen kann.

Ein Überschuß an Kronenblättern kann von einer Umwandlung von Staubgefäßen oder Kelchblättern in Kronenblätter herrühren. Viele Blümchen mit 7, 8 u. s. w. Kronenblätter hatten ein recht merkwürdiges Kronenblatt aufzuweisen. So ein Kronenblatt hatte eine hornartig gekrümmte Form bei einer verhältnismäßig bedeutend verkleinerten Größe. Der konkave Rand des Blattes wies einen weißen Streifen auf von un-

gefähr der Länge des Fadens eines Staubgefäßes, und der weiße Streifen endete mit einem Köpfchen von derselben Farbe, das dem Köpfchen der Staubgefäße ganz und gar ähnelte (s. Zeichnung).

In anderen Fällen entsprang das überschüssige Kronenblatt an derselben Stelle, wo ein mangelndes Kelchblatt entspringen sollte (im solchen Falle fehlte ein drittes Kelchblatt) und seine Außenfläche war grünlich, an den Rändern intensiv grün verfärbt, während für gewöhnlich die Außenfläche der Kronenblätter weißlich-lila verfärbt sind.

Fig. 2. Hornartiges Kronenblatt einer *Anemone hepatica* mit dem weißen Streifen und der Verdickung an seinem oberen Ende (fett gedruckt), die den Bestandteilen des Staubgefäßes entsprechen, dem das Blatt entwachsen ist, an dem konkaven Rand des Blattes (natürliche Größe).

In ähnlichen Fällen kann kein Zweifel bestehen, daß das überschüssige Kronenblatt durch eine Unwandlung, die wir nicht näher schildern können, von einem Staubgefäß oder einem Kelchblatt herrührt. Es läge nahe anzunehmen, daß es immer so vor sich geht, und daß ein Mehr an irgend welchem Bestandteile des Blümchens der *Anemone hepatica* auf Rechnung irgend eines anderen Bestandteiles entsteht. Ex nihilo nil fit. In den meisten Fällen geschieht diese Umwandlung im embryonalen Zustande und wir sehen an dem Blümchen keine Spuren einer solchen Metamorphose. In selteneren Fällen tritt eine solche Unwandlung erst postembryonal (?) auf und sie kann ihre Spuren nicht mehr ganz verschwinden lassen.

Was wir da zuletzt ausgesprochen haben ist natürlich eine Hypothese und beansprucht für sich nicht mehr Wahrheit als es eine Hypothese beanspruchen kann. Eins ist sicher: In vielen Fällen entsteht bei der *Anemone hepatica* ein Überschuß an Kronenblättern infolge einer Metamorphose eines Staubgefäßes oder Kelchblattes in ein Kronenblatt. Ob alle möglichen Variationen am Blümchen der *Anemone hepatica* auf solchem Wege entstehen, ist schwer auf anderer Weise, als durch eine Hypothese, abgeleitet von der Tatsache eines solchen Vorkommens, zu behaupten. —

Wir wollen schließen mit einer Bemerkung über die Farbe der *Anemone hepatica*. Bekanntlich hat das Leberblümchen eine hellblaue, lila oder blaß-rosa Farbe. Zwischen den 1729 Exemplaren, die wir gesammelt haben, sind zwei, die ganz weiß sind, vorhanden. Wie diese seltene Variation zu erklären sei ist schwer bestimmt zu sagen. Wir nahmen eine bleichende Wirkung der Sonne an. Ganz junge Leberblümchen, die sich kaum noch von der Knospe entwickelt

haben, haben eine schöne dunkelblaue Farbe. Ältere Individuen weisen meist eine Farbe, die zwischen lila und blaß-rosa schwankt, auf, und Kronenblätter, die dem Verwelken und Abfallen nahe sind, ganz blaß-„rosa" und stellenweise „farblos" aussehen. Um unserer Vermutung, einen Schein von Wirklichkeit zu verleihen, stellten wir folgendes Experiment an: Wir hielten ein weißes Exemplar im dunkeln, bis die Kronenblätter abgefallen sind. Wir konnten feststellen, daß die Kronenblätter der so aufbewahrten Blume einen lilaähnlichen (kaum merkbaren) Schimmer bekommen haben. Dieser Schimmer aber war weit davon, auch nur eine Erinnerung an das „rosa" des welkenden blauen Leberblümchens zu haben. Wir sind also im Zweifel, ob die Farbe der zwei weißen Anemonen der bleichenden Wirkung der Sonne zuzuschreiben sei. Im solchen Falle wäre die Zahl der weißen Leberblümchen gewiß größer. Es muß noch dabei ein anderer, wichtigerer Faktor mitwirken. Was für einer wissen wir nicht zu berichten.

II.

Eine Umschau in der biometrischen Literatur, sowie einige neue Erfahrungen geben uns Anlaß, den ersten Abschnitt der vorliegenden Mitteilung durch diesen zweiten zu erweitern. Diese unsere biometrische Forschung über die *Anemone hepatica* ist als solche in der Literatur die erste, wenn auch unsere Betrachtungsweise nicht ganz neu ist. Die Angabe, daß bei der *Anemone hepatica* Staubblätter sich in Kronenblätter umwandeln können, hat schon Goebel in seinem Buche: Organographie der Pflanzen 1. Aufl. 1898 gemacht. Seite 152 des ebenerwähnten Buches ist zu lesen: „*Anemone hepatica* hat in ihren Blüten meist sechs Perigonblätter, aber die Zahl schwankt. Bei 75 aufs geradewohl herausgegriffenen Blüten fanden sich folgende Zahlen für die Perigonblätter: 35 hatten 6; 29 — 7; 10 — 8; 1 — 9 und in 4 der untersuchten Blüten waren Mittelbildungen zwischen Perigonblättern und Stammblättern vorhanden, welche darauf hindeuten, daß die Überzahl von Perigonblättern zustande kommt durch mehr oder minder frühzeitige Umwandlung von Staubblattanlagen in Blumenblätter."

Im allgemeinen wird aber in der biometrischen Literatur der Faktor der Metamorphose der verschiedenen Bestandteile der Blume ineinander nicht berücksichtigt. Sollte unsere Arbeit eine Anregung in dieser Richtung sein, so hat sie ihr Ziel nicht verfehlt.

Was wir noch besonders hervorheben möchten ist jene Tatsache, daß die so seltene Variation der weißen *Anemone hepatica* auf dem Belpberg im Wallis eine überaus häufige Erscheinung ist. Bei einer Wanderung durch den Wallis, die ich Ende Mai vorgenommen habe, bin ich am 29. Mai in einem Lärchenwald bei Zermatt weißen Leberblümchen in großer Menge begegnet, so

daß stellenweise die weißen Leberblümchen die blauen an Zahl überragten. Auch teilte mir Herr Prof. Chodat mit, daß in seinen Kulturversuchen die weiße *Anemone hepatica* vom Wallis ihren Charakter rein bewahrt, sowie auch die *Hepatica*, die aus dem Jura stammt, so daß es sehr leicht sei, nach dem Leberblümchen über die Region, aus der es stammt, zu urteilen. Unter anderem haben Chodat's Kulturversuche ein reiches Material an Variationen der Blätter der *Anemone hepatica* aufgewiesen, unter denen eine matte glanzlose und ein glänzige Variation hervorzuheben sei[4]).

Zur Kenntnis der Symbiose niederer pflanzlicher Organismen mit Pedikuliden.

Von **Paul Buchner, München.**

Das bisher völlig rätselhafte, schon von Hooke und Swammerdam gesehene und abgebildete Bauchorgan der Pedikuliden, auch die Magenscheibe oder Bauchdrüse genannt, ein scheibenförmiges in eine Nische des Magens eingefügtes, aus radiär gestellten Zellen aufgebautes Gebilde, entwickelt sich auf ganz eigentümliche Weise. Chlodovsky beschrieb 1904, daß sich am Embryo in der Nähe des invaginierten Schwanzendes, aber völlig unabhängig vom Keimstreif ein rundliches Häufchen von Zellen befände, das bei der Umrollung desselben in seine Mitte gelange, und zwar dicht unter den Magen und hier zur Magenscheibe des erwachsenen Tieres würde. Daß im Bereich des Mesoderms gelegene Organe eines Insekts ihr Zellmaterial nicht vom Keimstreif beziehen, sondern sich gewissermaßen extra-embryonal entwickeln, ist bisher nur für Wohnstätten im Insektenkörper symbiontisch lebender Pilze bekannt geworden und die Vermutung, es möge sich hier um ähnliches handeln, lag nahe, zumal wenn man noch in Betracht zog, daß die Bedeutung des fraglichen Organes eine so dunkle war und die älteren Autoren nur von einem merkwürdigen körneligen Inhalt seiner Zellen zu sprechen wußten. Die überraschende Ähnlichkeit in der Entwicklung beider Organe ist daher auch schon Strindberg (1919) aufgefallen, wie er in einer Fußnote gelegentlich einer Untersuchung über die Entwicklung der Cocciden und ihrer Mycetocyten mitteilt.

Aus den gleichen Überlegungen heraus entschloß auch ich mich, das Bauchorgan der Pedikuliden genauer zu untersuchen und ich konnte mich alsbald von der Berechtigung derselben überzeugen.

[4]) Diejenigen Leser, die sich für die biometrische Forschung besonders interessieren, verweisen wir auf die Arbeiten von P. Vogel, besonders auf seine Arbeit: Probleme und Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenständen im Jahrbuch der St. Gallischen naturforschenden Gesellschaft 1911, wo auch ein ausführliches Literaturverzeichnis zu finden ist.

Das Bauchorgan der Pedikuliden stellte sich als ein unzweifelhaftes, Pilzschläuche beherbergendes Mycetom dar und die Übertragung der Pilze in das Ei, stets das beste Kriterium für die Richtigkeit einer solchen Deutung, ließ sich schon am lebenden Material dartun. Nach den in der Literatur vorliegenden Angaben lassen die *Haematopinus*-Arten im Gegensatz zu den *Pediculus*- und *Phthyrius*-Arten die Magenscheibe vermissen, die bei diesen schon mit bloßem Auge als gelblicher Fleck zu erkennen ist. Ich zog trotzdem auch solche in den Kreis meiner Untersuchung[1]) und hierbei stellte sich heraus, daß hier die Wohnstätte der Pilze nur eine weniger auffällige ist, indem diese an Stelle eines geschlossenen Organes einzelne über den Magen zerstreute Zellen bewohnen, die zwischen Muskelschicht und Epithel gelegen, sich so tief in das letztere eindrücken, daß es auf den ersten Blick scheint, als ob einzelne Zellen des Darmepithels selbst infiziert seien[2]). Tatsächlich trennen aber stets schmale Brücken der deformierten benachbarten Epithelzellen die großen Mycetocyten vom Darmlumen (*Haematopinus urius*; *macrocephal.*). Die hier lebenden Pilzschläuche sind schlanker als bei *Pediculus capitis* und erinnern in Anordnung und Gestalt lebhaft an den Inhalt der bei den *Camponotus*-Arten stets im Bereich des Mitteldarmes sich findenden Mycetocyten. Bei genauerem Zusehen wird die Ähnlichkeit der Verhältnisse bei Ameisen und Läusen sogar noch größer, denn die bisherigen Angaben, daß bei *Camponotus* das Mitteldarmepithel selbst infiziert sei, stellen sich dann als irrig heraus. Tatsächlich ist im Bereich des gesamten Mitteldarmes eine zusammenhängende Schicht pilzgefüllter mesodermaler oder richtiger extra-embryonaler Zellen vorhanden, die dicht unter und zwischen die Epithelzellen sich einfügt. Die Entwicklungsgeschichte des *Camponotus*-Eies, mit der ich mich zurzeit befasse, ergibt dies in einwandfreier Weise[3]). Dazu kommt noch, daß nach Blochmann bei *Formica fusca* die Pilze in einer beschränkten Zellgruppe beiderseits im Fettgewebe, also ohne enge Beziehung zum Darmepithel zu finden sind. Das Vikariieren beider Wohnstätten der Symbionten bei nahestehenden Formen läßt auch einige Schlüsse bezüglich der Art der Funktion zu, insofern ein möglichst inniger Kontakt mit dem Darmepithel offenbar erstrebt wird, aber nicht unbedingt nötig ist. Die Zustände des Zusammenlebens bei *Camponotus*

1) Herrn Dr Hobmaier, Assistent am tierpathologischen Institut der hiesigen Universität, bin ich für seine stete Bereitwilligkeit, mich mit Material zu versorgen, zu großem Dank verpflichtet.

2) Inzwischen fand sich auch bei *Haematop. piliferus* ein Mycetom (Zusatz bei Korrektur).

3) Das Wesentliche hierzu ist übrigens bereits der Strindberg'schen Untersuchung: Embryologische Studien an Insekten 1913, zu entnehmen; der Autor hält die Pilze allerdings für Mitochondrien, und man muß seine Angaben deshalb erst den wirklichen Verhältnissen entsprechend umdeuten.

und *Haematopinus* sind zweifellos die weniger ursprünglichen und größere entwicklungsgeschichtliche Komplikationen erfordernden[4]).

Unabhängig von mir und gleichzeitig entdeckte Sikora die Symbiose der Pedikuliden mit niederen Pilzen. Eine soeben in dieser Zeitschrift erschienene kurze vorläufige Mitteilung sicherte ihm die Priorität und veranlaßte mich zu den vorliegenden Bemerkungen. Er erkannte die Mycetomnatur des Bauchorganes bei den Menschenläusen und bei *Polyplax* und fand ebenfalls die diffusen Mycetocyten bei *Haematopinus urius* (Schwein). Hinsichtlich der Art der Übertragung der Pilze auf die Eier scheint er jedoch keinerlei Klarheit gewonnen zu haben. Ich habe sie bis jetzt vor allem bei *Pediculus capitis* und *Haematopinus piliferus* lückenlos verfolgen können; sie ist recht interessant, da sie in wesentlichen Punkten ganz anders verläuft, als bei den übrigen Insekten. Vergleicht man die Übertragungsweisen bei deren einzelnen Familien, so ergibt sich, daß sie jeweils ihr spezifisches Gepräge haben: bei Hemipteren polare Infektion meist ziemlich alter Eier, gewöhnlich am hinteren Pol, seltener am vorderen, im Gefolge einer lokalen Durchsetzung des Follikels (Pierantoni, Buchner u. a.), bei den Hymenopteren (*Camponotus*) allseitige Infiltration des Follikels sehr junger Eier und anfänglich

4) Echte Darmepithelbewohner unter den Insektensymbionten sind offenbar sehr selten. Nachdem *Camponotus* zu streichen ist, bleiben nur noch die Hefepilze, die die Aussackungen am Anfang des Mitteldarmes bei *Anobium* und *Sitodrepa* (Coleopteren) bewohnen. Ich vermute, daß diese an sich so nahe liegende Wohnstätte sich infolge entwicklungsgeschichtlicher Schwierigkeiten nicht einbürgern konnte. Damit stimmt überein, daß in diesem Falle als dem einzigen unter den Insekten die Übertragung überhaupt nicht durch eine Infektion des Eies gewährleistet wird. Schon früher habe ich mitgeteilt, daß das ausgewachsene *Anobium*-Ei pilzfrei bleibt, und daß Anhaltspunkte vorhanden sind, daß sich die Larve hier ausnahmsweise jedesmal durch den Mund neu infizieren muß. Inzwischen habe ich diese Verhältnisse weiter untersucht und meine Annahme bestätigt gefunden. In geschlechtsreifen Weibchen verläßt ein Teil der Pilze die Epithelzellen und wandert im Darmlumen nach rückwärts. In die Vagina aber münden zwei schlauchförmige Säcke, die nun mit Pilzen vollgepfropft werden; schon Stein bildet diese „Anhangsdrüsen" ab, die verwandten Formen fehlen und offenbar eine spezifische, der Symbiose dienende Einrichtung darstellen. Von hier aus werden die austretenden Eier oberflächlich mit den Hefezellen beschmiert, die zwischen den Höckern der Schale gut haften. Die abgelegten Eier zeigen sich stets reichlich damit behaftet. Daß die ausschlüpfende Larve beim Zernagen der Eihülle sich jedesmal neu infiziert, konnte ich nun neuerdings auch anatomisch feststellen; auch sind Untersuchungen im Gange, hier die Infektion künstlich zu verhindern.

Die Anobien verhalten sich bezüglich der Übertragungsweise demnach ganz wie *Convoluta* (Turbellarien), bei der die symbiontischen Algen die abgelegten Kokons äußerlich und innerlich verunreinigen und von dem ausschlüpfenden Würmchen durch den Mund aufgenommen werden, und es ist zu hoffen, daß Experimente an Anobien ähnliche Resultate zeitigen wie dort angestellte, die ergaben, daß künstlich algenfrei gemachte Tiere dahinsiechen und dem Tode verfallen, durch eine rechtzeitige Fütterung mit Algen aber gerettet werden können.

völlige Durchdringung des ganzen Eiplasmas (Buchner), bei Blattiden frühzeitig beginnende Bildung einer die ganze Eioberfläche überziehenden Bakterienschichte (Buchner, Fränkel), bei Coleopteren (Anobien) Infektion durch den Mund. Die Menschenläuse aber und die *Haematopinus*-Arten bilden jederseits ein eigenes voluminöses Pilzorgan im Anfangsteil der beiderseits in den Uterus mündenden Tuben, das bereits von Müller als „Ovarialampulle" bezeichnet, aber nicht in seiner wahren Natur erkannt worden ist. Es stellt etwa eine halbe, dickwandige Kugelschale dar, die dem an die Eiröhren angrenzenden Teil des Oviduktes innen anliegt und als eine lokale ringförmige Falte entstanden sein muß, die es erklärt, daß hier das Epithel in drei Lagen übereinander liegt, zuäußerst das unveränderte Epithel, das in den Follikel einerseits, die Tubenwandung andererseits sich fortsetzt, hierauf eine hohe, reichlich mit sehr deutlichen wurstförmigen, mehr oder weniger gekrümmten Pilzen erfüllte Schicht, die am Rand der Kugelschale umschlägt in eine zurücklaufende dritte Zone, die aus flachen pilzfreien Zellen bestehend den pilzführenden Abschnitt nach dem Lumen zu bedeckt. Die Entwicklung dieser eigentümlichen, sonst nirgends vorkommenden Einrichtung und die Art, wie die Pilze dorthin gelangen, bleibt noch zu untersuchen. An sehr jungen Ovarien der Schweinelaus habe ich sie schon vollendet gefunden. Von hier aus, also gewissermaßen von einem Filialmycetom aus, werden nun die Eizellen infiziert und zwar jeweils nur das letzte, an die Tube angrenzende Ei, sobald es ein gewisses Alter erreicht hat, während bei Hemipteren gewöhnlich mehrere hintereinander liegende Eizellen einer Röhre infiziert sind, bei *Camponotus* und den Blattiden sogar nahezu sämtliche Eier einer solchen.

Aus der Region des Filialmycetoms, die dem zu infizierenden Ei zunächst liegt, tritt eine Anzahl Pilze, mehrere in einer gemeinsamen Vakuole vereint, in den Pfropf von Follikelzellen über, der das Ei von der Tubenhöhlung trennt; bald gelangen einige zwischen das Ei und den Follikel und wenn sich allmählich eine größere Menge derselben hier sammelt, buchten sie das Ei selbst genau in der Mitte des hinteren Poles tief ein. Schließlich wird diese pilzerfüllte Einstülpung völlig geschlossen und ein rundlicher Haufen der Symbionten liegt völlig in den Dotter eingesenkt. Die Verlötungsstelle aber ist noch in ganz alten Eiern, um die die komplizierte Eischale mit dem nach der Infektion hier gebildeten rätselhaften „Stigma" schon fertig ist, deutlich zu erkennen. Der Ort der Infektion gestattet zusammen mit dem frühesten entwicklungsgeschichtlichen Stadium Chlodovsky's den Schluß, daß diese Pilzmasse ganz wie bei den Hemipteren durch den von der Infektionsstelle

aus allmählich sich in den Dotter einsenkenden Keimstreif sekundär an den oberen Eipol verschoben wird.

Sikora wagt sich über diese Ovarialampullen Müller's nicht eindeutig zu äußern, wenn er von ihnen schreibt: „Diese dickwandigen Halbkugeln . . . konnten *Receptacula seminis* sein. Da ich aber in ihnen selten etwas als Samenfaden Deutbares fand, hielt ich sie für eine Art phagocytierendes Organ, das die Einschmelzung des ihm zunächst liegenden Eifollikels nach Ausstoßung des Eies zu besorgen hat. Andererseits scheinen sie mir pilzführenden Organen weit ähnlicher zu sein als die Magenscheibe." Jedenfalls aber erwähnt er kein Wort über die Rolle, die das Organ bei der Infektion zu spielen hat.

Sikora und mir ist es aufgefallen, daß die Pilze im Bauchorgan nur sehr undeutlich zu unterscheiden sind; sie sind auf Schnitten schlecht gegeneinander abgrenzbar und man würde hier ihre Natur nur schwer erkennen, wenn nicht auch andere Zustände vorlägen. Sikora teilt ferner mit, daß sich dagegen bei ganz jungen Läusen noch ein deutliches Fadenkonvolut findet, das sich erst um die Zeit der 3. Häutung „in eine Masse unregelmäßiger Schollen" zu verwandeln scheint. Bei *Haematopinus urius* sollen die verstreuten Mycetocyten sogar völlig schwinden. Seiner Deutung einer Atrophie der Mycetome vermag ich mich jedoch nicht anzuschließen, wenn er vermutet, „daß die Magenscheibe ein provisorisches Mycetom ist, das die Aufgabe hat, die Pilze zu beherbergen, bis das Ovarium fertig ausgebildet ist, dessen Entwicklung durch ihre frühere Anwesenheit geschädigt werden würde, während der Magen im Laufe des Larvenlebens keiner wesentlichen Umwandlung unterliegt". Die Filialmycetome sind vielmehr schon sehr frühe angelegte sekundäre Einrichtungen, die ausschließlich im Dienste der Infektion stehen und die Pilze, die so innige topographische Beziehungen zum blutgefüllten Magen aufweisen, sind hier nicht nur provisorisch untergebracht, sondern spielen hier irgendeine unbekannte, den Läusen vorteilhafte Rolle bei der Verdauung. Wenn hierbei Degenerationserscheinungen an ihnen auftreten sollten, so spricht das keineswegs gegen eine solche Annahme. Ich habe selbst bei genauerem Studium der eigenartigen Mycetome mancher Cocciden regelmäßig auftretende Zustände offenbarer Entartung der Pilze beobachtet, die an Stelle kurzer länglicher Schläuche große, scheinbar gequollene rundliche Bläschen darstellten und dem Botaniker sind ja schon seit langem die merkwürdigen Degenerationsformen der Bakterien in den Leguminosenknöllchen bekannt, die ebenfalls beträchtlich angeschwollenen Bakteroiden.

Sikora verspricht noch eine ausführlichere Arbeit, auch ich gedenke meine Untersuchung weiterhin zum Abschluß zu bringen.

Da noch mancher Punkt der Symbiose der Pedikuliden der Klärung harrt, wird es die restlose Erkenntnis der merkwürdigen Verhältnisse nur fördern, wenn von zwei Seiten an ihrer Klärung gearbeitet wird.

Literatur.

Buchner, P., Studien am intrazellulären Symbionten 1., 2. Arch. f. Protistenk. 1912, 1918.

— Vergleichende Eistudien I. Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereneies. Arch. f. mikr. Anatomie 1918.

Chlodovsky, Zur Morphologie der Pedikuliden. Zool. Anz. Bd. 27. 1914.

Müller, Zur Naturgeschichte der Kleiderläuse. Hölder 1915.

Sikora, H., Vorläufige Mitteilung über Mycetome bei Pediculinen. Biol. Zentralbl. 39. Bd. 1919.

Strindberg, H., Embryologische Studien an Insekten. Z. f. wiss. Zool. Bd. 106, 1913.

— Zur Entwicklungsgeschichte der oviparen Cocciden. Zool. Anz. Bd. 50. 1919.

Lichtsinnversuche an Schnecken.

Von **Professor V. Franz**, Jena.

Ein kurzer Bericht über meine Feststellungen zur Frage des Lichtsinns bei Heliciden sei mir hier gestattet. Das Erscheinen der ausführlichen Mitteilung in den Zoologischen Jahrbüchern dürfte noch längere Zeit auf sich warten lassen.

Angeregt wurde ich zu den Versuchen unter anderem durch die Angabe Yungs, die Weinbergschnecke sei vollständig blind und entbehre auch jeglichen Hautlichtsinnes[1]). Diese Angabe steht ja, was den Hautlichtsinn betrifft, zu den Angaben Nagels im Widerspruch[2]), und was den Augenlichtsinn betrifft, so mußte sie im Hinblick auf die gut ausgebildeten und an exponierter Stelle stehenden Augen der Schnecke unwahrscheinlich erscheinen. Die Angaben Yungs haben auch W. v. Buddenbrock zu seinen schon vor einigen Jahren veröffentlichten Versuchen, die ungefähr gleichzeitig mit den meinigen begonnen wurden, angeregt[3]). Auf eigenen und im Wesentlichen anderen Wegen kam ich zu Ergebnissen, die diejenigen Früherer und v. Buddenbrocks in manchem bestätigen, in manchem ergänzen dürften. Den neueren Feststellungen v. Buddenbrocks über die von ihm so genannten Lichtkompaßbewegungen der Tiere bin ich indessen nicht nachgegangen.

1) E. Yung, De l'insensibilité à la lumière et de la cécité de l'escargot *(Helix pomatia)*. Archives de Psychologie, Tome XI, No. 44, Nov. 1911. 26 Seiten.

2) W. A. Nagel, Der Lichtsinn augenloser Tiere. Eine biologische Studie. Jena, G. Fischer 1896. 26 Seiten.

3) W. v. Buddenbrock, Einige Bemerkungen über den Lichtsinn der Pulmonaten. Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung B, Jahrgang 1916, 1. Abhandlung. 23 Seiten. 1916.

Es zeigte sich, daß es nicht ganz leicht ist, von Anderen beschriebene Lichtsinnversuche an Schnecken nachzuprüfen, wegen der auch früher schon manchmal erwähnten Undeutlichkeit vieler Reaktionen und der anscheinend zum Teil individuellen, zum Teil wohl von Zuständen der Individuen und rascher Gewöhnung abhängigen Schwankungen im Verhalten der Tiere.

Dennoch konnte nach längeren Bemühungen festgestellt werden, daß die Nagelsche Beschattungsreaktion der Schnecken, das auf Beschattung hin eintretende Zusammenzucken des Tieres, wesentlich auf dem Hautlichtsinn beruht, wie schon Nagel angab. Der Hautlichtsinn der Heliciden ist damit bestätigt. Allerdings gelang diese Bestätigung nicht an den Versuchsobjekten Nagels, wie *Helix pomatia* und *hortensis*, an denen ich nämlich die Beschattungsreaktion überhaupt nicht wahrnahm, sondern erst bei der im August 1918 ostwärts Péronne in Frankreich von mir in Massen gefundenen, eigentlich mediterranen *Helix (Xerophila) variabilis Drap.*, die auf plötzliche Beschattung sehr deutlich durch Heraufrollen des Gehäuses auf den sich zusammenziehenden Körper reagiert und dies auch im Falle der Blendung durch Augenträgeramputation nach mehrtägiger Wundverheilung tut.

Ferner wurde die — wie ich sie nenne — v. Buddenbrocksche Beschattungsreaktion oder die auf Beschattung hin eintretende Aufbäumebewegung der Schnecken sowie ihr Zustandekommen durch den Augenlichtsinn bestätigt. Die Reaktion selber ist bei allen Arten leicht darzustellen. Bei *Helix variabilis* tritt sie erst dann ein, wenn nach etwa halbstündigem Arbeiten mit den Tieren die Nagelsche Beschattungsreaktion nicht mehr eintritt. Daß sie auf den Augen beruht, schließe ich aus ihrem im Laufe der Versuche hinlänglich deutlich gewordenen, wenn auch im Einzelversuch nicht unbedingt sicher erkennbaren Aufhören nach Amputation der Augenträger und Wundverheilung, während v. Buddenbrock es aus der von ihm beobachteten manchmal geradezu unaufhörlichen Fortdauer der Reaktion nach Blendung schließen zu können meint: die Augen zeigten dem Tiere die Helligkeit an.

Eine wenn auch selten deutlich zum Ausdruck kommende positive Phototaxis war bei den Heliciden nachweisbar. Daß sie auf den Augen beruht, wurde mir wahrscheinlich, aber nicht ganz gewiß.

Während nun im Vorstehenden schon gesagt ist, daß die Schnecke auch über Lichtreaktionen, die durchs Auge vermittelt werden, verfügt, scheint sie sich doch zunächst im Freileben kriechend in Vielem wie blind zu verhalten, indem sie hundertmal mit ihren Augenträgern und auch mit deren die Äuglein tragenden Kuppen an Hindernisse anstößt, worauf jedesmal der Augenträger

sich teilweise einzieht oder auch einstülpt. Über die Frage, ob bei diesem Verhalten das Auge wirklich keinerlei Funktion ausübe, gibt der durch zahlreiche Versuchsreihen erbrachte Nachweis Aufschluß, daß nach Anstoßen der Augenträgerkuppe an sichtbaren Hindernissen eine durchschnittlich geringere Retraktion des Augenträgers erfolgt als nach Anstoßen an einem unsichtbaren Hindernis, nämlich einer Glasscheibe.

Ich übergehe hier alle Einzelheiten dieser den Hauptinhalt meiner Arbeit ausmachenden Versuche und erwähne nur das Hauptergebnis und Einiges aus den Erörterungen darüber.

Das Hauptergebnis läßt sich offenbar in den Satz zusammenfassen: von sichtbaren Körpern ausgehende optische Eindrücke, die das Schneckenauge beim Anstoßen oder unmittelbar vorher treffen, hemmen die Retraktion des Augenträgers.

Die biologische Bedeutung dieses Hemmungsreflexes liegt ebenso auf der Hand wie die des bloßen Rückziehreflexes. Unvorhersehbare Berührungsreize, wie sie in der Natur etwa ein kleiner plötzlicher Wasserguß, ein herabfallender Stein oder ein zustoßender Vogel darstellen können, müssen unbedingt eine starke Zurückziehung der ganzen Schnecke oder mindestens zunächst des Augenträgers zur Folge haben; dieser Reflex ist also eine Lebensnotwendigkeit. Bei der hohen Bedeutung des Tastsinnes des Augenträgers für die Kriechbewegung der Schnecke ist es aber auch wichtig, daß der Augenträger kleine, nicht plötzlich kommende, wenig störende Hindernisse in der Natur, wie namentlich ganz dünne Ästchen, von jenen plötzlichen Einwirkungen unterscheiden kann, und hierzu hat er das Auge; es erfolgt dann nach dem Anstoßen nur die geringe Retraktion, die eben genügt, um die offenbar sehr zarte Haut des Augenträgers und besonders seiner Kuppe hinreichend zu schützen, manchmal übrigens auch gar keine.

Wenn hierbei eine hohe Bedeutung des Tastsinns des Augenträgers für die Kriechbewegung der Schnecke angenommen wird, so steht mir eine Reihe von Versuchen zur Verfügung, welche diese tatsächlich beweisen. Es zeigte sich nämlich — um es hier nur in Kürze anzudeuten — daß Berührung des Augenträgers mit einem feinen Stäbchen von oben, unten, rechts oder links, wenn sie nicht zu schwach ist und nicht stark genug, um den Rückziehreflex des ganzen Tieres auszulösen, zur Folge hat, daß die Schnecke entweder auf das „Hindernis“ herauf- oder seitlich an ihm vorbeikriecht.

Hiernach könnte man etwa sagen, die Schnecke wird von dem Augenträger oder Fühler geführt wie ein Blinder. Diese Ausdrucks-

weise würde allerdings nur dann ganz zutreffend sein, wenn keinerlei optische Reize vom Sehorgan über den Augenträger hinaus in den übrigen Körper der Schnecke gingen. Dem scheint nun zwar nicht ganz so zu sein mit Rücksicht auf die mitunter zu beobachtende Phototaxis und gewisse Feststellungen v. Buddenbrocks. Immerhin dürfte jenes Zusammenarbeiten von Auge und Augenträger die Hauptfunktion des Auges darstellen, im Wesentlichen oder „cum grano salis gesprochen" gehört dieses Organ nur dem Augenträger an, der seinerseits für die Schnecke hauptsächlich ein Organ des Tastsinnes ist; dem entspricht ja auch die winzige Größe des Auges, die nämlich im Verhältnis zur ganzen Schnecke winzig, im Verhältnis zum Augenträger aber etwa die ist wie sonst die eines Auges zum ganzen Tier. Es war also, wenn man vom dermatoptischen Sinn absieht, nicht so ganz verfehlt, wenn Yung die Schnecke als blind bezeichnete; wenn Yung das Sehvermögen des *Helix*auges nicht feststellen konnte, so war er nicht nur keinem größeren Irrtum verfallen als wohl manche früheren Forscher, die, wie zum Beispiel wahrscheinlich Willem[4]), hierin zu viel behauptet hatten, vielmehr entspricht der Organismus der Schnecke seiner Angabe nahezu.

Zum Schluß erwähne ich, daß unter den oben erwähnten Berührungsreizen, die man auf den Augenträger mit der Wirkung darauf folgender Körperbewegungen der Schnecke ausüben kann, diejenigen, welche den Augenträger von oben oder unten und mithin die vorwärts kriechende Schnecke von vorn treffen, dieselben Körperbewegungen der Schnecke hervorrufen wie ein gegebenenfalls nicht zu kräftiger Schattenreiz ohne gleichzeitigen Berührungsreiz. Denn die auf jenem Wege zu erzielenden Fühler- und Kopfbewegungen und das Heraufkriechen der Schnecke auf das Hindernis sind ganz dieselben Bewegungen wie die v. Buddenbrocksche Aufbäumebewegung der Schnecke nach Beschattung. So können also die optischen und taktischen Reize aufs beste zusammenarbeiten, und aus diesem Grunde „muß" die Aufbäumebewegung, soweit photisch bedingt, nur auf dem Auge beruhen und nichts mit dem Hautlichtsinn zu tun haben, wie es die oben erwähnten Versuche über diese Bewegung der Schnecke auch tatsächlich ergeben haben.

4) V. Willem, La vision chez les Gastropodes Pulmonés. Archives de Biologie, Tome XI, Seite 57 bis 184, 1892.

Derselbe, La vision chez les Gastropodes Pulmonés. Note. Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Tome 112, 1891, I, Seite 247 bis 248.

Neue Beobachtungen und Versuche an Hydra.

II. Teil.

Von Dr. Wilhelm Goetsch.

Die hier vorliegende II. Abteilung der Versuche und Beobachtungen an *Hydra* werden die in dieser Zeitschrift vor einiger Zeit erschienenen Mitteilungen fortsetzen und im Anschluß an die dort besprochenen Vorgänge bei der Reduktion der männlichen Geschlechtsorgane

die Bildung und Rückbildung der Ovarien

behandeln und hauptsächlich die Erscheinungen beschreiben, die bei gleichzeitig einsetzender Regeneration anzutreffen sind.

Das Material zu diesen Untersuchungen bestand diesmal hauptsächlich aus *Hydra viridis*, von der in der Zeit von Mitte Juni bis Anfang Juli in Würzburg viele Tiere gefunden wurden, die Hoden, Ovarien und Knospen gleichzeitig in reichlicher Ausbildung besaßen. Die Witterung war zu dieser Zeit zunächst sehr warm und schlug dann ins Gegenteil um, ohne daß dadurch sich eine Änderung im Verhalten der Hydren feststellen ließ. Ähnlich verhielt sich *Hydra grisea*, die zum Vergleich herangezogen wurde.

Die mit zur Untersuchung benützten Exemplare von *Hydra fusca* scheinen wiederum meine früheren Beobachtungen zu bestätigen, daß nach einem Witterungsumschlag von warmen zu kaltem Wetter Fortpflanzungsorgane zu finden sind: Es waren nur in der zweiten, kälteren Periode geschlechtsreife Tiere anzutreffen. Doch wurden *Hydra fusca* nur in so geringer Anzahl erbeutet, daß ich einen definitiven Schluß nicht zu ziehen wage. Die braunen Hydren waren getrenntgeschlechtlich, gehörten also der von Brauer als *Hydra oligactis* beschriebenen Form an. Wie in den früheren Abhandlungen behalte ich auch hier, Hertwig u. a. folgend, den Namen *Hydra fusca* für die braunen Polypen bei. Außer dem Material, das in Würzburg gesammelt wurde, standen mir noch einige Aufzeichnungen und etwas Material zu Gebote, das aus Straßburg mitgenommen werden durfte.

Über die Entstehung der Ovarien und Eier ist bereits früher viel gearbeitet worden, so daß eine genauere Beschreibung aller Einzelheiten sich erübrigt. Ich werde über den normalen Verlauf der Entwicklung daher nur kurz berichten und auch auf bestimmte Streitfragen, deren Erörterung zu weit ab vom eigentlichen Thema führen würde, mich nicht einlassen.

Der Ausgangspunkt für die Bildung der weiblichen Geschlechtsprodukte ist derselbe, der sich auch für die Hoden feststellen ließ; die interstitiellen Zellen nämlich, die sich unmittelbar unter dem

eigentlichen Ektoderm befinden. Diese interstitiellen Zellen beginnen sich an den Stellen, an denen dann später das Ovar mit dem in ihm entstehenden Ei anzutreffen ist, stark zu vermehren und dadurch eine Platte zu bilden, die sich am lebenden Ei als eine undurchsichtige, weißliche Verdickung beobachten läßt. Sie nimmt nach und nach an Ausdehnung zu und bildet so das Ovar, in dessen Mitte dann nach einiger Zeit das Ei zu finden ist.

Über die Art und Weise, wie die Vermehrung der interstitiellen Zellen vor sich geht, sind die Ansichten geteilt. Manche Autoren behaupteten, die Anhäufung der Zellen fände durch Einwanderung statt, während andere (Kleinenberg, Downing u. a.) ein Wachstum und eine Vermehrung der interstitiellen Zellen an Ort und Stelle annehmen. Ich schließe mich dieser Ansicht an, da man auf den Schnitten durch junge Ovarien die Zellen meist in Teilung antreffen kann.

Inmitten dieser Ovarzellen tritt nun das Ei auf, zunächst als eine Zelle kenntlich, die die umgebenden Ovarzellen an Größe übertrifft. Auch über die Entstehung des Eis sind die Ansichten geteilt, und es ist noch nicht endgültig festgestellt, ob es als eine vorher prädestinierte Zelle aufzufassen ist, die von den interstitiell entstehenden Ovarzellen prinzipiell verschieden ist — wie es z. B. Downing behauptet —, oder ob es wohl interstitiellen Ursprungs, aber schon vor dem Auftreten des Eierstocks von den Ovarzellen unterscheidbar ist — wie es Tannreuther angibt —, oder aber ob es einfach dadurch entsteht, daß eine Ovarzelle die anderen durch irgendeine sekundäre Ursache an Größe übertrifft und nun die Oberhand behält, — wie Kleinenberg, Steche u. a. annehmen. Für unsere Untersuchungen hier ist diese an sich sehr wichtige Frage über die Kontinuität der Keimzellen von *Hydra* belanglos; ich selbst neige mich auf Grund dieser meiner Experimente und Beobachtungen, die an anderer Stelle veröffentlicht werden sollen, der Ansicht Steche's zu, für den es unzweifelhaft ist, daß alle Ovarzellen ursprünglich gleichwertig waren und zu Eiern werden konnten. Es findet also hier, wie auch bei anderen Tieren, unter den Eiern eine Art Kampf ums Dasein statt. „Welche Zellen zur definitiven Eizelle werden, ist nicht von vornherein bestimmt. Diejenige Zelle, die aus irgendwelchen Gründen einen zunächst geringfügigen Wachstumsvorsprung vor ihren Nachbarn hat, wird in der Lage sein, auch weiterhin kräftiger zu assimilieren, dadurch ihren Vorsprung allmählich zu vergrößern und endlich ihre Nachbarn völlig zugrunde zu richten."

Ist das Ei inmitten der es umgebenden Ovarzellen deutlich zu unterscheiden, so kommt es in ihm zur Anhäufung von Nahrungsmaterial. Wir haben dabei zu unterscheiden zwischen einfachen Dotterkügelchen und den eigenartigen größeren Gebilden, die für

die Untersuchungen hier sich als wichtig herausstellen werden, den Pseudozellen nämlich, wie Kleinenberg sie nennt. Es sind dies rundlich oder oval geformte, in sich abgeschlossene Bestandteile des reifenden und reifen Eis, bestehend aus einem mit mehr oder weniger Hervorbuchtungen versehenen Plasmaring und zentraler Vakuole; sie fallen auf jedem Schnitt durch eine *Hydra* mit reiferen weiblichen Geschlechtsprodukten sofort in die Augen (Fig. 3). Schon die ältesten Beobacher der Entwicklungsgeschichte unserer Süßwasserpolypen kannten diese Pseudozellen; sie deuteten sie indes meist falsch, so z. B. Ecker, der sie für wirkliche Zellen, für Furchungszellen, hielt. Aber schon Kleinenberg korrigierte diesen Irrtum. Er erkannte auch die Funktion dieser Gebilde und beschrieb sie richtig als Nahrungsreservoire für das wachsende Ei.

Spätere Untersucher stellten dann ihre Entstehungsweise, über die bereits Kleinenberg einige Angaben macht, sowie ihren Ursprung näher fest. Nach Downing entstehen sie entweder durch Vereinigung von kleinen Dotterkügelchen im Ei oder durch Aufnahme ganzer interstitieller Zellen. Wager unterscheidet Pseudozellen, die von ganzen Zellen, solche, die von Kernen und endlich solche, die von Kernkörperchen herrühren. Meine Untersuchungen konnten immer nur solche Pseudozellen feststellen, die aus ganzen interstitiellen Elementen ihren Ursprung ableiteten; wir werden später noch darauf zurückzukommen haben.

Das Ei nimmt indes immer mehr an Größe zu, und diese Vergrößerung hält mit der Reduktion und dem Kleinerwerden des Ovars gleichen Schritt. Man kann schon daraus schließen, daß das Ovar auf Kosten der Eizelle an Größe abnimmt; direkte Beobachtungen, daß die Ovarzellen an den dem Ei zugewandten Seiten ihre Zellgrenzen einbüßen und aufgesaugt werden, bestätigen diese Vermutung. In Fig. 3 findet man verschiedene derartige Fälle angegeben. Inzwischen ist auch die zunächst rundliche Eiform einer amöboiden Gestalt gewichen, welche sich auf Schnitten in der Art und Weise repräsentiert, wie es Fig. 3 darstellt. Die lappenartigen Pseudopodien reichen tief in die Haufen der Ovarzellen hinein und nehmen immermehr von ihnen in sich auf, was ebenfalls in der Fig. 3 links zu sehen ist.

Der Endeffekt all dieser Vorgänge ist der, daß das fertige Ei, welches inzwischen den Kern aufgelöst und dann durch Abschnüren der Richtungkörperchen seine Reife erlangt hat, vollgestopft ist von Pseudozellen, während von dem Ovar nichts mehr übrig bleibt. Ist dieser Zustand erreicht, dann durchbricht das Ei die Epidermis und ist nun zur Befruchtung reif.

Dieser normale Entwicklungsgang der Eier wird durch das gleichzeitige Auftreten von regenerativen Prozessen wesentlich gestört. Um das Ergebnis, das entsteht, wenn man eiertragende

Hydren zerschneidet, gleich vorwegzunehmen: Die Weiterbildung der Eier und auch des Ovars unterbleibt, sofern die Operation, welche die Regeneration veranlaßt, nicht an Tieren gemacht wird, deren Eier bereits so entwickelt waren, daß sie unmittelbar vor der Durchbrechung der Epidermis standen. Hat man dagegen einen Schnitt geführt oberhalb oder unterhalb einer jüngeren Ovaranlage, so tritt eine rückläufige Entwicklung ein und die weiblichen Geschlechtsorgane verschwinden.

Die Zeitdauer, die für derartige Rückbildungsprozesse nötig ist, beträgt bei *Hydra grisea* und *Hydra fusca* 3—5 Tage, bei *Hydra viridis* 4—7 Tage. Wie bei der Hodenreduktion ist die Schnelligkeit des Verlaufs einmal von der Witterung abhängig: wie alle Lebensprozesse bei *Hydra* geht sie bei warmen Wetter schneller vor sich als bei kälteren. Zweitens spielt die Lage des Ovars eine Rolle, da Ovarteile, die der Schnittfläche näher liegen, etwas rascher degenerieren als die, welche weiter abseits liegen. Drittens kommt es noch auf den Ernährungszustand an; je schlechter er ist desto rascher werden die Ovarteile eingeschmolzen. Die Lage des Ovars ist zum Unterschied von den Hoden gleichgültig, und untere wie obere Teile einer *Hydra* zeigen dieselben Verhältnisse.

Ob die etwas längere Zeitdauer der Rückbildungsprozesse bei *Hydra viridis* in den Artcharakteren beruht, ist ungewiß. Die Tiere, mit denen ich arbeitete, hatten wie bereits erwähnt, meist Knospen, waren also in gutem Ernährungszustand. Außerdem veranlaßt vielleicht noch die durch den Hermaphroditismus bedingte gleichzeitige Anwesenheit von Hoden eine Verlangsamung der Rückentwicklung sowie das Vorhandensein der symbiotischen Algen.

Bei einer Beschreibung der Vorgänge, die bei einem Zusammentreffen von Regeneration und Eibildung zu beobachten sind, hat man drei Fälle zu unterscheiden; je nachdem man kleine, mittlere oder große Ovaranlagen vor sich hat, verlaufen die Bildungsprozesse anders. An lebenden Tieren ist nicht allzuviel vom Beginn der Reduktionsvorgänge sowie von den verschiedenen Entwicklungsphasen zu sehen, im Gegensatz zu den Hoden, bei denen das Aufhören der Spermabewegung die eintretende Degeneration anzeigt, das Schlaffwerden und die allmähliche Schrumpfung das Weiterfortschreiten kundtut. Besonders bei den kleinen, jungen Stadien der weiblichen Geschlechtsorgane, die sich am leichtesten zurückbilden, ist die äußerliche Beobachtung sehr erschwert, da sich diese kleinen Hervorwölbungen bei lebenden Tieren, die sich einmal lang ausstrecken, ein anderes Mal ganz zusammenziehen, nicht leicht auf geringe Größenschwankungen kontrollieren lassen.

Bei *Hydra fusca* und *grisea* hat im allgemeinen ein kleines Ovar bereits am Tage nach der Operation an Größe etwas abgenommen; am zweiten Tage danach hat es sich noch weiter ver-

kleinert, manchmal bis zur äußerlichen Unkenntlichkeit, und ist am dritten Tage meist völlig geschwunden. Am vierten Tage beginnen dann die Tentakel zu entstehen, und noch einen Tag später hat dann das Tier seine normale Ausbildung erlangt.

Von *Hydra viridis* sei an einem speziellen Beispiel, das gleichzeitig auch noch andere Vorgänge demonstriert, die Ovarrückbildung gezeichnet und beschrieben. Abbildung 1 a zeigt den unteren Teil einer *Hydra viridis*, wie ich ihn am 18. Juni 1919 frühmorgens beobachten konnte, mit Hoden unmittelbar an der Schnittstelle und zwei Ovarien darunter; männliche und weibliche Fortpflanzungsorgane bereits in beginnender Degeneration, da am Tage vorher (17. Juni 1919) der obere, ebenfalls Hoden enthaltende Kopfteil abgeschnitten worden war. Am Nachmittag des 18. Juni begannen bereits Tentakel zu entstehen, und zwar wie ich es in der früheren

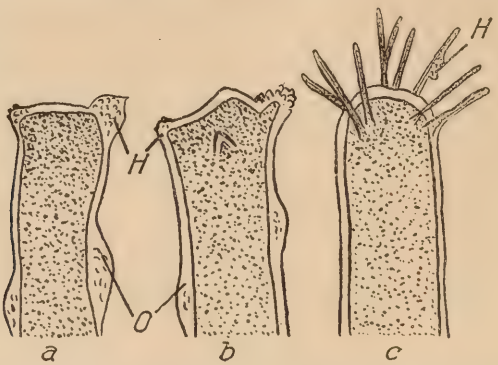


Fig. 1. *a—c* Fortschreitende Reduktion von Hoden (*H*) und Ovarien (*O*) bei Regeneration der Tentakel, die sich z. T. unmittelbar aus den Hoden bilden.

Mitteilung an *Hydra fusca* bereits beschrieb, unmittelbar aus dem Hoden heraus. Besonders deutlich sehen wir es rechts, wie sich in die Hodenreste Entoderm hineinschiebt, auf diese Weise das Material des einen Organs zum Aufbau des anderen benützend. Die Ovarien haben an Größe abgenommen und sind zu kleinen Erhebungen zusammengefallen, Erhebungen, die am 19. Juni noch geringer geworden und am 20. Juli äußerlich ganz geschwunden sind (Fig. 1 c), Statt dessen haben sich die Tentakel mächtig entwickelt. Am 19. Juni waren zehn kleinere vorhanden, also mehr als eine *Hydra viridis* normalerweise zu besitzen pflegt. An der Basis des einen Tentakels sah man noch deutlich die Reste des Hodens, der zum Aufbau mit verwandt war, und diese Reste waren auch am 20. Juni noch sichtbar, nur etwas kleiner geworden und etwas weiter nach oben gerückt (Fig. 1 c). Die Überzahl der Tentakel begann mit diesem Tage normaleren Verhältnissen Platz zu machen, indem mehrere miteinander zu verschmelzen anfingen, wie wir es gleichfalls an der Abbildung 1 *c* sehen.

Ovarien mittlerer Größe, d. h. solche, die bereits äußerlich unzweifelhaft als solche erkennbar sind, verhalten sich etwas anders. Auch hierfür sei ein bestimmtes Beispiel gegeben.

Eine *Hydra viridis* mit vielen Hoden am oberen Ende und deutlich erkennbaren Ovar am unteren Teil wurde am 17. Juni so durchschnitten, daß der Kopfteil alle Hoden und, wie erst die Schnitte zeigten, ein äußerlich noch nicht erkennbares Ovar, das untere Stück nur das mittelgroße Ovar enthielt. Die Figur 2a zeigt diese untere Hälfte, die uns hier allein angeht, sechs Stunden nach der Operation; das Ovar, das unmittelbar nach der Operation seitlich von der Schnittfläche lag, hat sich auf diese darauf geschoben und bedeckt so zum Teil die Wunde haubenförmig. Am 18. Juni war diese Haube etwas mehr nach der Seite gerückt, dadurch, daß der Stumpf über das Ovar hinaus zu wachsen begann; das Ovar selbst war unverändert (Fig. 2 b). Am 19. Juni war innerhalb des Ovars deutlich das Ei sichtbar geworden (Fig. 2 c), es hatte sich also weiterentwickelt und schien auch in der Entwicklung fort-

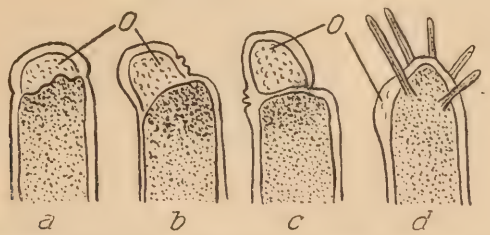


Fig. 2. *a—d* Fortschreitende Umbildung eines Ovars (*O*) bei der Regeneration.

fahren zu wollen, es begann sich auch schon durch die einwandernden Algen leicht grünlich zu färben. Am Abend desselben Tages wurde nun das Ei, das noch keinesfalls reif sein konnte, da ringsherum noch viel unverbrauchte Ovarzellen vorhanden waren, plötzlich ausgestoßen. Die ausgetretene Masse stellte sich als leicht grün gefärbte Kugel dar, die sofort jeden Zusammenhang mit dem Muttertier aufgab und sich bald auflöste. Die stehen gebliebenen Ovarteile waren als weißliche Ausbuchtung sichtbar geblieben.

Am 20. Juni früh morgens zeigte der Stumpf noch äußerlich erkennbare Ovarteile, er begann aber auch bereits mit der Regeneration. Am Nachmittag erhoben sich die ersten Tentakelknospen, die am 21. Juni schon eine ziemliche Länge erreicht hatten. Ovarreste waren an diesem Tag noch vorhanden (Fig. 2 *d*). Eine Hemmung der Tentakelbildung auf der Seite des Ovars, die immer eintritt, solange dort das Ei noch in Entwicklung ist, trat nicht ein, sondern im Gegenteil, es ließ sich an der Seite, an der das Ovar lag, eine stärkere Ausbildung der Tentakel erkennen, ein

Zeichen dafür, daß hier Materialüberschuß vorhanden war, bedingt durch die Rückbildung des Ovars.

Die an diesem Beispiel dargelegten Verhältnisse zeigen, daß ein schon etwas spezialisierteres, differenzierteres Ei nicht rückgebildet wird, daß es sich aber trotzdem nicht weiter entwickeln kann, da die Regeneration das Übergewicht besitzt und das Material, das für die Weiterentwicklung noch nötig wäre, für sich beansprucht. Der Kampf der einzelnen Teile und Kräfte hat sich gegen das Ei entschieden, und es wird, da es weder resorbiert werden noch in der Entwicklung fortschreiten kann, ausgestoßen und kann sein Ziel nicht erreichen.

Nur in dem Fall, daß ein Ei beinahe vor der Durchbrechung der Epidermis steht, kann es seine Bestimmung erfüllen und zur Befruchtung kommen. Es ist dann bereits zu sehr in der Entwicklung voran gekommen und hat sich genügend mit Reserve-

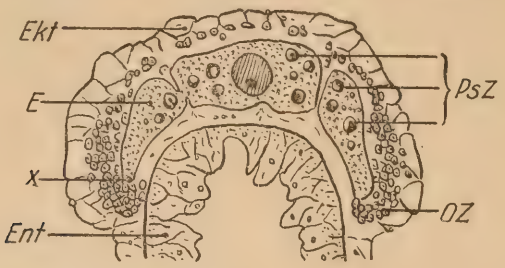


Fig. 3. Schnitt durch das Ovar einer *Hydra viridis*. *E* = Ei mit Kern. *PsZ* = Pseudozellen; *OZ* = Ovarzellen. *Ekt* = Ektoderm, *Ent* = Entoderm mit Algen; *x* Aufnahme von Entodermzellen in das Ei.

material gefüllt, so daß es das, was etwa die Regeneration davon in Anspruch nimmt, entbehren kann. Daß auch bei einem solchen großen Ei ein Kampf um die Nahrung stattfindet, zeigt sich darin, daß auf der Seite, auf welcher sich ein solches Ei befindet, die Tentakelentwicklung gehemmt ist und erst dann mit voller Kraft einsetzt, wenn das Ei sich ganz losgelöst hat, ein Vorgang, den ich ja bereits früher beschrieb und abbildete.

Schnitte durch fixierte Tiere müssen auch hier die an lebenden Objekten gewonnenen Beobachtungen ergänzen und geben überhaupt erst den richtigen Aufschluß über die Vorgänge, die sich beim Zusammentreffen von Regeneration und Eibildung feststellen lassen.

Die Textfigur 4 führt nur den mittelgroßen Eierstock eines Tieres vor Augen, das einen Tag, nachdem der Kopfteil oberhalb des Ovars abgeschnitten war, getötet wurde. Wir sehen an dem Schnitt rechts und links zwischen dem blasigen Ektoderm und dem mit Algen gefüllten Entoderm die typischen Ovarzellen, wie wir sie von Fig. 3 bereits kennen; eng nebeneinander liegende runde oder

polygonale Gebilde, hervorgegangen aus Teilungen. Nach der Mitte zu löst sich die kompakte Zellmasse mehr in einzelne Teile auf, und in der Mitte selbst, an der Stelle der stärksten Erhebung und Ausbuchtung, erblicken wir bei *x* einen leeren Raum unter dem hier etwas verdünnten Ektoderm. Es ist dies die Stelle, an der sich das Ei befand; dasselbe war kurz vor der Fixierung ausgestoßen worden, da es bei den jetzt einsetzenden Regenerationsvorgängen sich nicht weiterentwickeln konnte, zur Rückbildung aber bereits zu diffenziert war. Von Regenerationsprozessen selbst

Fig. 4. Schnitt durch das Ovar von *H. viridis*, einen Tag nach der Operation. Bezeichnungen wie bei 3. *x* = Stelle an welcher das unreife Ei ausgestoßen wurde.

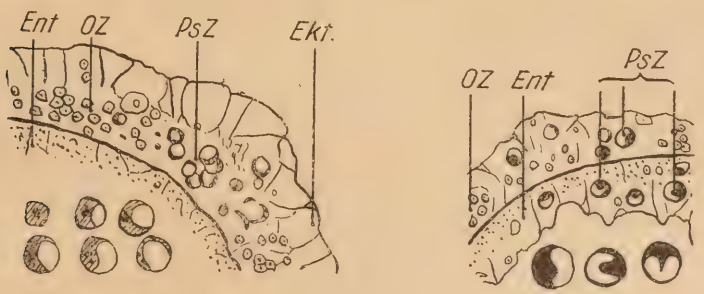


Fig. 5. Schnitt durch Ovar von *H. viridis*, 2 Tage nach der Operation. Umwandlung der Ovarzellen *OZ* in Pseudozellen *PsZ*. — Links verschiedene Umwandlungsstadien in stärkerer Vergrößerung.

Fig. 6. Schnitt durch Ovar von *H. viridis*, $2^1/_2$ Tage nach der Operation. Pseudozellen (*PsZ*) auch im Entoderm (*Ent*). — Unten Pseudozellen, größer gezeichnet; keine Chromatinbrocken mehr wie bei 5.

erblicken wir auf diesen Schnitten noch nichts, wir können nur überall regelmäßige Ovarzellen sehen, noch ohne Auflösungserscheinungen. Das ändert sich, wenn wir den Durchschnitt durch ein Tier betrachten, das einen Tag später, am zweiten Tag nach der Operation abgetötet wurde, wie ihn Fig. 5 zeigt. Da es sich um ein Tier mit kleinerer Ovaranlage handelt, sind die Ovarzellen nicht so dichtgedrängt wie in Fig. 3 und 4, sondern liegen noch weiter auseinander und sind auch nicht so zahlreich. Wir sehen

aber auf dem Bild, daß diese typischen Eierstockzellen sich nur an den Seiten finden; in der Mitte sehen wir große rundlich-ovale Gebilde, die als Umwandlungsprodukte von Ovarzellen aufzufassen sind. Wir können auf den einzelnen Schnitten der Serie, der die Abbildung 5 entnommen ist, alle Übergänge von typischen Ovarzellen bis zu diesen Degenerationsprodukten feststellen; seitlich von Fig. 5 habe ich eine Reihe von Umwandlungsformen etwas größer gezeichnet. Die Ovarzellen werden zuerst größer, behalten aber ihren Kern. Dann tritt eine Vakuole in ihnen auf, die sich immer stärker ausdehnt und das Plasma mehr und mehr an den Rand zurückdrängt, so daß es entweder ringförmig als gleichmäßige Masse an der Peripherie zu finden ist oder aber an einer Stelle zusammengedrängt wird. Der Kern hat sich auf diesem Stadium in Chromatinbrocken aufgelöst, die sich in den Plasmaresten nachweisen lassen.

Die Chromatinbrocken verschwinden nach und nach. Dies geschieht jedoch erst am Ende des zweiten oder am dritten Tag nach der Schnittführung, und ist daher auf der Bilder-Serie, der Fig. 5 entnommen ist, nicht mehr zu beobachten. Die Textabbildung 6 dagegen läßt die weiteren Umwandlungen erkennen, in deren Verlaufe die degenerierten Ovarzellen schließlich zu mächtigen Kugeln werden, mit großer Vakuole und einem peripheren Ring, von dem aus sich beim letzten Stadium, das in dieser Periode zu beobachten ist, meist eine größere Vorwölbung oder ein zapfenartiges Gebilde ins Innere hineinzieht, wie es sowohl die seitlich von Fig. 6 gezeichneten Einzelelemente wie auch die Fig. 6 selbst übermittelt.

Vergleichen wir diese bei der Regeneration umgewandelten Ovarzellen auf dieser Entwicklungsphase mit den Ei-Einschlüssen der Fig. 3, mit den Pseudozellen, so wird man sofort sehen, daß hier eine große Ähnlichkeit zwischen beiden Gebilden herrscht, so sehr, daß ein morphologischer Unterschied nicht gemacht werden kann. Aber auch ihrer Entstehungsweise nach ist kein Unterschied anzugeben; beide sind entstanden aus umgewandelten Ovarzellen, bei normalen Tieren allerdings erst dann, wenn sie vom wachsenden Ei aufgenommen sind. Trotz dieses Unterschieds werde ich diese degenerierten Ovarzellen von nun an mit dem Namen Pseudozellen bezeichnen, zumal da ihre physiologische Funktion beim Weiterfortschreiten der Regeneration dieselbe ist wie bei der Eireife: sie dienen nämlich, wie wir gleich sehen werden, auch hier als Nahrung.

Wenn wir ihr Schicksal weiter verfolgen und uns zu diesem Zwecke das Übersichtsbild der Fig. 6 betrachten, so fällt uns bei diesem Stadium sofort eine Eigentümlichkeit in die Augen, die sich von dem vorhergehenden Stadium abhebt: es sind solche

Pseudozellen nicht nur im Ektoderm zu finden, sondern auch im Entoderm. Wie ist dies Vorkommen zu erklären?

Schon bei früheren Stadien sieht man, daß beinahe regelmäßig in der Mitte des Ovars die beiden Blätter sich genähert haben, wie es z. B. die Figuren 5 und 4 zeigen; auf letzterem Bild ist die Annäherung so weit gegangen; daß man keine deutliche Grenze erkennt und die Stützlamelle ganz undeutlich wird. An derartigen Stellen kommt es dann zur Überwanderung der Pseudozellen, was vielleicht zunächst sehr verwunderlich erscheinen mag. Aber wir wissen auch von anderen Hydroiden, daß Geschlechtszellen im Laufe der Entwicklung die Stützlamellen mehrfach überschreiten können. Es muß auch normalerweise in dieser Zeit eine Durchbrechung leicht sein, da gerade in demselben Stadium die Algen bei *Hydra viridis* im Ei aufzutreten beginnen, demnach auch beim nicht regenerierenden Tier zu dieser Periode ein Materialaustausch stattfindet.

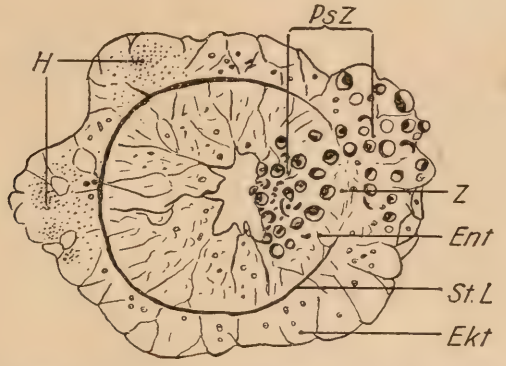


Fig. 7. Schnitt durch *H. viridis* am 4. Tage nach der Operation. Keine Ovarzellen mehr; Pseudozellen (*PsZ*) im Ektoderm (*Ekt*) und Entoderm (*Ent*), wo sie z. T. schon verdaut sind.

Den Vorgang der Überwanderung selbst sehen wir in Fig. 7. Die Stützlamelle, die an den übrigen Stellen rings herum deutlich als ununterbrochener Strich hervortritt, wird immer undeutlicher, je mehr sie sich dem in Auflösung begriffenen Ovar nähert, und ist an manchen Punkten so völlig zerstört, daß die Pseudozellen ohne Hindernis vom Ektoderm ins Entoderm einpassieren können. Einige Pseudozellen sind gerade auf der Überwanderung begriffen, viele vom Entoderm bereits aufgenommen und in normaler Weise intrazellulär verdaut, so daß die Magenzellen an manchen Stellen ganz vollgestopft sind von Pseudozellen selbst oder von ihren Resten. Im Ektoderm finden sich bei diesem Tier noch eine ziemliche Anzahl von ihnen; typische Ovarzellen sind hier, am vierten Tage nach der Operation, nicht mehr anzutreffen, da alle ihre Umwandlung bereits durchgemacht haben.

Dieser regelmäßige Verlauf der Ovar-Reduktion bei regenerativen Prozessen kann manchmal etwas verändert erscheinen. Bei *Hydra grisea* treten meist die Pseudozellen im Ektoderm sowohl wie im Entoderm auf, bevor bei einem mittelgroßen Ovar die Eiteile, die nicht mehr rückbildungsfähig sind, ausgestoßen worden sind. Ferner traf ich auch bei *Hydra viridis* manchmal auf späten Stadien der Degeneration noch Ovarzellen im Ektoderm an, aber keine Pseudozellen, von denen dagegen im Entoderm eine größere Anzahl zu finden war. Die Ovarzellen liegen dann unmittelbar am Entoderm; sie scheinen dann in derselben Weise von ihm aufgenommen zu werden wie durch das Ei, da die Zellgrenzen an der dem Entoderm zugelagerten Seite unsichtbar sind, und sich danach in Pseudozellen umzuwandeln.

Es sind dies einige Modifikationen, die ganz interessant erscheinen. Der erste Fall illustriert am klarsten die zur Beurteilung der Ursache all' dieser Rückbildungserscheinungen dienenden Momente: Für die Regeneration werden hier die Ovarzellen in Anspruch genommen; dadurch wird das Ei seiner notwendigen Ernährungsbedingungen beraubt und so geschädigt, daß es sich nicht weiterentwickeln kann und zugrunde geht. Der zweite Fall dagegen stellt eine Übergangsform dar zwischen den normalen Vorgängen bei der Eientwicklung und den durch die Regeneration beeinflußten oder hervorgerufenen Entwicklungsmodus. Die Ovarzellen — Eizellen also, die aus Materialmangel ihre eigentliche Bestimmung nicht erfüllen können — werden hier in genau derselben Weise durch Aufsaugung aufgenommen wie beim Ei und entwickeln sich dann erst zu Pseudozellen; hierdurch wird die Ähnlichkeit mit ihrer normalen Umbildungsweise bei unverletzten Tieren noch größer als bei den gewöhnlichen Regenerationsprozessen, wo die Aufsaugung durch das Ektoderm fehlt und die Ovarzellen sich vor dem Übergang in die andere Schicht in Pseudozellen umwandeln.

Der Erfolg und Zweck aller dieser Umwandlungsmethoden ist aber in jedem Fall der gleiche; die Ovarzellen verschwinden nach und nach vollständig aus dem Ektoderm und sind dann noch eine Zeitlang als Pseudozellen oder Reste davon im Entoderm zu erkennen, bis sie dort nach und nach völlig aufgezehrt und verdaut worden sind.

Im großen Umriß betrachtet verhalten sich also die Ovarien genau wie die Hoden. Die schon zu stark spezialisierten Elemente werden ausgestoßen; bei den Hoden geschieht dies allerdings nur mit den wirklich reifen Spermien, bei den Ovarien auch schon bei unreifen Eiern, sofern sie nur eine gewisse Größe erlangt haben, d. h. als wirkliche Eier erkennbar sind. In allen anderen Fällen tritt eine Rückbildung der Geschlechtsorgane ein. Die unreifen

Spermien und ihre Bildungszellen wandern von dem äußeren in das innere Keimblatt, und die Ovarzellen oder ihre Umwandlungsprodukte werden gleichfalls vom Entoderm aufgenommen; entweder in ihrer Gesamtheit, sofern sich noch keine Zelle von ihnen als Eizelle ausgesondert hat, oder nach Ausstoßung des nicht mehr rückbildungsfähigen Eis. Im Entoderm werden dann alle diese Reduktionsprodukte von den Magenzellen verdaut, als ob es sich um Nahrung handele, die durch die Mundöffnung aufgenommen wäre.

Daß bei der Rückbildung der Ovarzellen und ihrer Aufnahme ins Entoderm aus dem degenerierenden Organ unmittelbar ein neuentstehendes hervorwächst wie bei den Hoden habe ich nicht feststellen können. Die Verhältnisse liegen ja auch hier etwas anders als bei den männlichen Geschlechtsorganen. Ein Ovar umgibt einen größeren Bezirk einer *Hydra*, so daß nicht an einer kleinen Körperpartie ein solch' lokalisiertes Wachstum möglich ist wie bei den Hoden, wo an eng umgrenzter Stelle durch die allmähliche Rückbildung und Überwanderung der Spermien eine und dieselbe Zellgruppe fortgesetzt mit Nahrung versorgt wird, so daß Hervorwölbungen entstehen, die dann zu Tentakeln sich umbilden. Daß etwa eine Knospe an dieser Stelle entstünde, dazu liegt auch keine Veranlassung vor, da ja das gesamte Tier keinen Nahrungsüberschuß besitzt; und eine schon vorbestimmte Stelle, eine Art „Vegetationspunkt", die, wie ich früher feststellte, eine Knospe auf Kosten des mütterlichen Stumpfes entstehen ließe, ist an dieser für das Ei vorgesehenen Stelle natürlich nicht vorhanden. So tritt denn die Nahrungsmenge, die durch das Einschmelzen der Ovarzellen aufgenommen wird, sofort mehr in den Dienst der Gesamtheit als es bei den Hoden geschieht, die zum Teil für ein einzelnes Organ verbraucht werden. Daß trotzdem die Seite, an der das Ovar liegt, durch die reichhaltige Nahrungsmenge bevorzugt ist, habe ich schon früher erwähnt, ebenso wie das Gegenteil, daß die Hälfte einer *Hydra*, an welcher der Kampf um das Material noch nicht zugunsten der Regeneration entschieden ist, benachteiligt erscheint und nicht so rasch die Organe wiederherstellen kann wie die gegenüberliegende Seite.

Wir können danach auch bei der Bildung der Ovarien und Eier die Selbständigkeit der einzelnen Organe und Bezirke am *Hydra*-Körper beobachten, sowie ihre Unabhängigkeit voneinander und den Kampf, den sie gegeneinander zu führen haben.

Zunächst gibt es einen Kampf der Ovarzellen untereinander; die größte und kräftigste wird zum Ei, das nun für sich innerhalb des Ovars die Nahrung beansprucht. Die Folge ist eine Unterdrückung der übrigen Ovarzellen, die nun ihrerseits dem Ei zum Aufbau dienen müssen. Hat das Ei erst eine gewisse Größe erlangt und genügend Nahrungsmittel aufgespeichert, so führt es ein

ziemlich unabhängiges Leben und sitzt nur wie eine Art Parasit auf dem Muttertier, von dem es bis zu seiner Loslösung noch Nahrungssäfte erhält und dazu noch die in Auflösung befindlichen Ovarzellen „frißt". Daß nur durch solch reichliche Ernährung die Entwicklung des Eis möglich ist, zeigen die Verhältnisse der eintretenden Regeneration; das Ei kann sich dann nicht weiter entwickeln und wird ausgestoßen und verkommt. Ebenso müssen die Ovarzellen, welche den richtigen Augenblick verpaßt haben, von einer gewissen Zeit an degenerieren; es ist dabei gleichgültig, ob sie durch das differenzierte Ei unterdrückt werden oder wegen Regeneration an Nahrungsmangel leiden. So kommt es auch, daß bei jüngeren Ovarien alle Zellen beim Eintreten von regenerativen Vorgängen rückgebildet und in Pseudozellen umgewandelt werden.

Erwähnenswert ist noch, daß bei gleichzeitiger Anwesenheit von Hoden und Ovarien zunächst die Ovarien verschwinden. Die hermaphroditische *Hydra viridis* bietet dafür ein gutes Beispiel, und in Fig. 7 können wir auch sehen, daß die Spermien noch nicht ins Entoderm übergewandert sind, während das Ovar schon beinahe ganz aufgelöst ist und seine Elemente z. T. schon verdaut sind.

Fassen wir zum Schluß noch einmal die Hauptergebnisse dieser Untersuchung zusammen.

Es konnte zunächst festgestellt werden, daß die Pseudozellen umgewandelte Ovarzellen sind, die normalerweise im Ei entstehen, aber sich auch außerhalb des Eis bilden können. In beiden Fällen dienen sie zur Nahrung; bei der Entwicklung dem wachsenden Ei, in anderem Falle, bei der Regeneration, zum Aufbau der dem Tier fehlenden Teile. Weiterhin konnte festgestellt werden, daß auch bei *Hydra viridis* die im I. Abschnitt bereits gemachten Beobachtungen Gültigkeit haben. Auch hier ist Nahrungsmangel und -Überschuß das Maßgebende. Die einzelnen Bezirke und Organe entwickeln sich zunächst für sich, so daß bei Überschuß von Material auch Überzähliges entstehen kann, z. B. zuviel Tentakel oder zuviel Mundöffnungen, die aber bald wieder verschwinden. Bei Nahrungsmangel dagegen kommt es zu Einschmelzungen und Rückbildungen, so daß auch hier, nach anfänglichem Kampf der Teile untereinander, die Harmonie und Einheit des Tiers auf Kosten der Fortpflanzung wieder hergestellt wird.

Übersicht über die zitierte Literatur.

Brauer, A., Über die Entwicklung von *Hydra*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 52, 1891.

Downing, E. R., Oogenesis of Hydra. Zool. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 28.

Ders., The Oogenesis of Hydra a preliminary paper Biol. Bull. Woods Hole Vol. 15.

Goetsch, W., Beobachtungen und Versuche an *Hydra*. Biolog. Zentralbl. Bd. 37, 1917.

Ders., Neue Beobachtungen und Versuche an *Hydra*. Biol. Zentralbl. Bd 39, 1919.
Hertwig, R. v., Die Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra*. Biol. Zentralbl. Bd. 26, 1906.
Kleinenberg, N., *Hydra*. Leipzig 1872.
Steche, O., *Hydra* und Hydroiden. Monogr. einheimischer Tiere. Bd. III. Verlag W. Klinkhardt. Leipzig 1911.
Tannreuther, G. W., Observation on the Germ-Cells of Hydra. Biol. Bull. Woads Hole Vol. 16.
Ders., Budding in Hydra ibid.
Wager, Th., Oogenensis and early Develop. of Hydra. Biol. Bull. Woads Hole Vol. 17.

Referate.

H. Lundegårdh. Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln.

I u. II. Lunds Universitets Årsskrift, 1917, N. F. Bd. 13 Nr. 6, Bd. 15 Nr. 1. I: 75 Seiten, 13 Textfiguren. II: 68 Seiten, 5 Textfiguren.

Derselbe: Das geotropische Verhalten der Seitensprosse.

Zugleich ein Beitrag zum Epinastieproblem und zur kausalen Morphologie. Ebenda, 1918, Bd. 14 Nr. 27 (Festschrift der Universität Lund). 93 Seiten, 16 Textfiguren.

Neben dem positiven Geotropismus der Hauptwurzeln und dem negativen Geotropismus der aufrechten Hauptsprosse soll nach der geltenden Schulmeinung noch ein spezifischer Geotropismus andrer Organe existieren, nämlich der Transversal- oder Diageotropismus z. B. der wagrecht wachsenden Rhizome und der Plagiogeotropismus der schief orientierten Seitenwurzeln erster Ordnung. Der plagiotrope Wuchs der Seitenzweige ist dagegen seit längerer Zeit als die Resultante einer negativ geotropischen Bestrebung und einer entgegengesetzt gerichteten, ebenfalls durch den Schwerkraftreiz induzierten „epinastischen" Krümmungstendenz aufgefaßt worden. Der Verf. hat diese Verhältnisse an Seitenwurzeln und Seitensprossen mit den modernsten Mitteln automatisch-photographischer Registrierung und unter sorgfältiger Konstanthaltung der Temperatur studiert — man spürt die wirtschaftliche Umschichtung Europas — und ist dabei zu bemerkenswerten Ergebnissen gekommen.

Was die Seitensprosse betrifft, so bestätigen die neuen Untersuchungen die auf Grund der Baranetzky'schen Experimente von Pfeffer vertretene Auffassung. Doch inauguriert der Verf. eine Vereinfachung der Bezeichnungsweise, indem er das, was Pfeffer durch Schwerkraft induzierte Epinastie nennt, als positiven Geotropismus definiert. Wie schon Pfeffer angibt, hat die positive Reaktion eine viel längere Induktionszeit als die negative — nach dem Verf. beträgt die Präsentationszeit für die positive Reaktion 1—2 Tage, für die negative 1 Stunde —, und die positiv geotropische Induktion klingt auch viel langsamer ab als die negative. Bei Drehung an der horizontalen Klinostatenachse, also bei Ausschluß dauernd gleichsinniger Beeinflussung des Organs durch die Schwerkraft, kommt die Epinastie oder die positiv geotropische Induktion darin zum Ausdruck, daß die morphologische Oberseite der Seitensprosse konvex wird; die positive Reaktion überwindet die negative, weil die negative Reizung rascher abklingt. Bis auch die positive Induktion am Klinostaten verschwunden ist, können 14 Tage vergehen. Die anfängliche Krümmung

der Seitensprosse ist jetzt durch Autotropismus ausgeglichen, und bei horizontaler Exposition krümmen sich nun die Seitensprosse negativ geotropisch auf — gleichgültig wie der Hauptsproß orientiert ist —, weil die negative Reaktion so viel rascher induziert wird als die positive. Besonders heftig ist die Aufkrümmung der Seitensprosse, wenn der ganze normal gewachsene Sproß invers gestellt wird, so daß die Seitensprosse schräg abwärts schauen, mit abwärts gekehrter morphologischer Oberseite; denn jetzt wirken der in der Normallage induzierte positive und der aktuell induzierte negative Geotropismus gleichsinnig zusammen. Kräftig ist auch die Konvexkrümmung der morphologischen Oberseite, wenn ein normal gewachsener Seitensproß senkrecht aufwärts gestellt, also in geotropisch reizlose Lage gebracht wird; die Krümmung verläuft sogar rascher als am Klinostaten, und der Verf. glaubt daraus schließen zu dürfen, daß in vertikaler Lage die negative, aber nicht die positive Reaktion gehemmt ist, was auch durch besondere Versuche — z. B. kurz dauernde Reizung in horizontaler Lage, dann erst Vertikalstellung — bestätigt wird. Nun ist durch Frl. Riß für positiv geotropische Hauptwurzeln nachgewiesen, daß die spitzenwärts gerichtete Längskomponente der Schwerkraft auf die von der quer angreifenden Komponente induzierte Krümmung hemmend wirkt; so ist es z. B. zu verstehen, daß die Proportionalität zwischen dem Reizerfolg und dem Sinus des Ablenkungswinkels nicht streng gilt, weil die Längskomponente des Schwerereizes um so größer wird, je mehr sich die Lage der Wurzel der Vertikalen nähert, und ganz verschwindet, wenn die Wurzel horizontal gelegt wird. In derselben Weise soll nach dem Verf. die negativ geotropische Krümmung durch die basiskope Längskomponente der Erdschwere gehemmt werden. Die Gleichgewichtslage, in die ein Seitensproß nach jeder Ablenkung zurückkehrt, wäre also die Resultante aus drei Reizwirkungen der Schwerkraft: negativem Geotropismus, positivem Geotropismus (mit längerer Induktions- und Abklangszeit, also in der Nachwirkung dem negativen überlegen, bei aktueller Reizung hinter dem negativen zurückstehend), und tonischem Längsreiz.

Daß den Seitenwurzeln ein spezifischer Geotropismus in Form von Plagio- oder Diageotropismus zukomme, bestreitet der Verf. Nach längerer Rotation an der horizontalen Klinostatenachse zeigen die Seitenwurzeln 1. Ordnung nämlich ausgesprochen positiv geotropische Reaktion, wobei die Horizontallage wie bei den orthotropen Organen die optimale Reizlage darstellt, während in der vertikalen Lage keine Krümmung eintritt. Daß die positiv geotropische Krümmung aus der Horizontalen nicht bis zur Einstellung in die Vertikale führt, hat nach dem Verf. wieder seine Ursache in der tonischen, und zwar hemmenden Wirkung der längs angreifenden Komponente der Schwerkraft. Auf dem Klinostaten führen normal gewachsene Seitenwurzeln Krümmungen aus, die als Nachwirkung der in der Normallage perzipierten positiv geotropischen Reizung zu verstehen sind; die Krümmung kann jetzt ausgeführt werden, weil die einseitige Wirkung der Längskraft wegfällt. Der Unterschied zwischen dem geotropischen Verhalten der Hauptwurzeln und dem der Seitenwurzeln soll also im wesentlichen darauf beruhen, daß die tonische Wirkung des Längsreizes bei den Seitenorganen viel stärker ist als bei der Hauptwurzel. Dazu soll bei den Seitenwurzeln noch negativer Geotropismus kommen, der aber viel schwächer ausgeprägt ist als der damit zu vergleichende positive Geotropismus der Seitensprosse. Dieser negative Geotropismus, genauer gesagt die Nachwirkung der in der Normallage erfolgten negativ geotropischen Induktion, tritt dann in Tätigkeit, wenn eine Seitenwurzel aus ihrem Grenzwinkel nach unten, bis zur Vertikalen, abgelenkt wird; der positive Geotropismus besorgt die Wiedereinstellung nach einer Ablenkung nach oben. In der Vertikallage (mit abwärts gekehrter Spitze) und in benachbarten Stellungen kann die negative Reaktion deshalb zur Ausführung kommen, weil die positive Krümmung durch die mit maximaler Stärke angreifende akroskope Komponente der Schwerkraft gehemmt wird.

Von den + genau horizontal wachsenden Rhizomen und Ausläufern nimmt der Verf. an, daß sie wie die Seitenwurzeln positiven und negativen Geotropismus

mit sehr starker Hemmungswirkung der Längskomponente besitzen. Doch ist dem Ref. nicht verständlich, wie in horizontaler Lage eine Längskomponente der Schwerkraft auftreten soll.

Die Gleichgewichtslagen der plagiotropen Organe sind nach dem Verf. dynamischer Art. Sie sollen auf dem Weg dauernder Oszillationen zustandekommen, dadurch daß die Reaktion, die Krümmung, infolge der durch die Längskraft bewirkten Reizung fortwährend ausgeglichen wird. Die Perzeption der Querkomponente wird durch den Längsreiz nicht aufgehoben, sondern es findet in der Normallage dauernd geotropische Reizaufnahme statt, die am Klinostaten, nach Ausschaltung der Längskraft, auch zur Reaktion führt. O. Renner, München.

Deutsche Naturwissenschaft, Technik und Erfindung im Weltkriege.

Herausgegeben von Prof. Dr. Bastian Schmid-München, Verlag von Otto Nemnich, München-Leipzig 1919. Preis 30.— M., Prachtausgabe 60.— M.

Prof. Dr. Bastian Schmid ist es gelungen noch während des Krieges ein Werk in Druck zu bringen, das sämtliche Errungenschaften auf wissenschaftlichem und technischem Gebiete umfaßt, soweit sie zu dem Weltkrieg Beziehung gewonnen haben. An der Bearbeitung der einzelnen Artikel haben sich namhafte Forscher beteiligt. Ich lasse hier die Überschriften der einzelnen in dem Buch behandelten Materien folgen:

Krieg und Kultur. Von Prof. Dr. Rudolf Stübe-Leipzig.
Zur Psychiologie des Krieges und der Erfindungen. Von Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Robert Sommer-Gießen.
Die Physik im Kriege. Von Prof. Dr. Paul Eversheim-Bonn.
Die Meteorologie im Kriege. Von Geheimrat Prof. Dr. Siegmund Günther-München.
Die Aeronautik im Kriege. Von Prof. Dr. Reinhard Süring-Potsdam.
Die Photographie im Kriege. Von Dr. Walter Block-Berlin.
Die Chemie im Kriege. Von Prof. Dr. Bastian Schmid-München.
Die Waffen im Kriege. Von Hauptmann a. D. Oefele-Würzburg.
Die Ballistik im Kriege. Von Hauptmann Franz Külp †
Die Technik im Kriege. Von Dr. M. Blaschke-Berlin-Charlottenburg.
Verkehrs- und Nachrichtenmittel. Von Hauptmann a. D. Oefele-Würzburg.
Die Geologie im Kriege. Von Major Dr. W. Kranz-Straßburg.
Der Krieg und die erdkundliche Wissenschaft. Von Prof. Dr. Felix Lampe-Berlin.
Krieg und Völkerkunde. Von Prof. Dr. Rudolf Stübe-Leipzig.
Die Botanik im Kriege. Von Prof. Dr. Ernst Lehmann-Tübingen.
Zoologie im Kriege. Von Dr. Gerhard Wülker-Heidelberg.
Die Bakteriologie im Kriege. Von Prof. Dr. Ernst Lehmann-Tübingen.
Die Hygiene im Kriege. Von Prof. Dr. Emil Küster-Köln.
Die Medizin im Kriege. Von Geheimrat Prof. Dr. Robert Sommer-Gießen.
Die Chirurgie im Kriege. Von Privatdozent Dr. Wilhelm Gundermann-Gießen.
Die Orthopädie im Kriege. Von Privatdozent Dr. Philipp Erlacher-Graz.
Die Lichttherapie im Kriege. Von Geheimrat Dr. Hugo Bach-Bad Elster.
Die Röntgentechnik im Kriege. Von Direktor Dr. Friedrich Dessauer-Frankfurt a. M.
Psychiatrie und Nervenkrankheiten. Von Geheimrat Prof. Dr. Robert Sommer-Gießen.

Die Augenheilkunde. Von Stabsarzt Dr. W. Klingelhöffer-Offenbach a. M.
Die Zahnheilkunde. Von Prof. Dr. Alfred Kantorowitz-Bonn.
Die Tiermedizin. Von Prof. Dr. von Sußdorf-Stuttgart.
Die Landwirtschaft und der Krieg. Von Prof. Dr. H. Krämer-Hohenheim-Stuttgart.
Die Forstwirtschaft im Kriege. Von Prof. Dr. Wilhelm Borgmann-Gießen.
Der naturwissenschaftliche Unterricht und der Krieg. Von Prof. Dr. Bastian Schmid-München.
Die Schulmathematik und der Krieg. Von Prof. Dr. Timerding-Braunschweig.
Krieg und Wirtschaftsleben. Von Dr. G. Buetz-Dessau.

Täglich beinahe hörte man während des Krieges von Neuerungen und von großen Entdeckungen auf allen diesen Gebieten oder man las davon in Zeitungen; selten aber bot sich Gelegenheit, wirklich mit diesen Errungenschaften vertraut zu werden, einen Sachverständigen darüber zu hören oder durch einen Aufsatz aus berufener Feder näher in den Gegenstand eingeweiht zu werden. Man darf daher erwarten, daß das vorliegende Buch allen denen hochwillkommen sein wird, welche das Bedürfnis fühlen, in präziser einwandfreier Form über das Wesen derjenigen Fortschritte der Wissenschaft und Technik orientiert zu werden, die in den letzten Jahren das allgemeine Interesse auf sich gelenkt haben. Selbstverständlich kann es sich bei all diesen Aufsätzen nicht um eine eindringliche, spezielle fachwissenschaftliche Kenntnisse voraussetzende Darstellung handeln. Häufig, so besonders bei Besprechung der Sprengmittel, bei Erörterungen von Waffen mancher Art, bei der Darstellung der Geheimnisse eines U-Bootes etc. mußten die Referenten notgedrungen an den Grenzen der militärischen Geheimnisse haltmachen. Es bleibt erstaunlich genug, wie es dem Herausgeber möglich war, während des Krieges ein Werk zu fördern und in Druck zu bringen, das sich doch beinahe ausschließlich mit Dingen befaßt, deren Veröffentlichung von den militärischen Stellen nicht ohne weiteres genehmigt wurde.

Als besonderes Verdienst darf es dem Herausgeber ferner angerechnet werden, daß er es verstanden hat, die Einteilung des Stoffes so zu treffen und die einzelnen Kapitel so zu begrenzen, daß in den Darstellungen der verschiedenen Autoren, da wo sie dasselbe Objekt behandeln, keine Wiederholungen auftreten. So wird man z. B. unterrichtet über Flugzeuge in dem Kapitel „Die Physik im Kriege“, dann in dem über „Aeronautik“; wir finden es wieder erwähnt bei der Besprechung der „Verkehrs- und Nachrichtenmittel“, bei „Waffen“ u. s. w. Obwohl diese einzelnen Aufsätze der Feder verschiedener Verfasser entstammen, könnte man doch das über das Flugzeug in den einzelnen Kapiteln Gesagte hintereinander fügen, ohne daß es deutlich den Charakter des Zusammengetragenen zeigen würde.

Eine ganz besondere Erwähnung verdienen die zahlreichen, zum Teil auserlesenen Abbildungen, die auch trotz der Papierqualität, die das Buch als Kind des Jahres 1919 erkennen lassen, doch vorzüglich sind.

Der Preis des Buches (30 Mk.) ist trotz der ungezählten Abbildungen und des erheblichen Umfanges (1000 Seiten) doch so niedrig gehalten, wie es nur bei einem Werk möglich ist, das auf Absatz in weitesten Kreisen rechnet. Man kann nur hoffen, daß der Herausgeber und der Verleger sich in diesen Erwartungen nicht getäuscht haben mögen, und daß das Buch die ihm gebührende allgemeine Verbreitung findet.

R. Demoll.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der B. Hof- & Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Alphabetisches Namenregister.

Abderhalden 195. 443.
Abel 388. 389. 391. 400
Adelung 404.
Albertis 199.
Alessandrini 325. 326. 335.
Alfken 85. 145.
Alterthum 204.
Altum, R. 91.
Alverdes, F. 385.
André 99.
Annandale, N. 12.
Armbruster 164.
Arnhart, L. 494.
Aronsohn 366.
Aschner 204, 206
Ashmead 155. 156. 158. 161. 163. 166. 170. 182.

Bach 559.
Baer, W. 96.
Baerthlein 246.
Baldwin 523.
Ballowitz 143. 522.
Barber, T. C. 91.
Barth, J. A. 364.
de Bary 482, 488, 489.
Bassalik 483. 489.
Bates, G. L. 98, 99.
Bates, H. W. 91.
Bauer 274.
Bauer, V. 528.
la Baume, W. 528.
Baur 213. 214. 215. 217. 234. 236. 237. 240. 241. 242. 243. 244. 245. 250. 390. 399. 400. 512.
Beal, F. E. L. 96. 97. 98.
Becher 285.
Becher, E. 451.
Beer 37.
Belt 81. 86.
Benecke 482. 489.
Beneden, van 326.
Bergmann 420.
Bergström 251, 252, 254, 255, 256.
Bethcke 420.
Bethe 37. 191. 271.
Beyerinck 240. 246. 247. 248.
Biedermann 142. 143. 472. 473.
Bierry 103.
Biro L. 359.
Bischoff 146. 155. 158. 161.
Blaschke 559.
Blochmann 536.
Block 559.
Boecker 10.
Boecker, Ed. 12.
Boegle 523.
Börner, C. 145.
Bohn 529. 530.
Bojanus 491.
Bonnet 348.
Borgmann 560.
Bouvier 520. 521.
Boyle 367.
Brandt 391. 400.
Brauer, A. 302.
Brauer, F. 88.
Brauer 544. 556
Breddin, G. 71. 79. 85.
Bredemann, G. 528.
Brehm 251. 252. 256.
Brenner 520.
Bresslau, E. 41. 325. 331. 332.
Briquet, J. 110. 120.
Brun 187. 188. 189. 190. 191. 192. 306. 478.
Brun, E. u. R. 310.
Brunet 89.
Brunner v. Wattenwyl 75.
Buchner 288.
Buchner, P. 535. 537. 540.
Buddenbrock, W. v. 266 bis 286. 540. 541. 543
Buder 240. 244.
Bücher 528.
Bühler 284. 285.
Bütschli, O. 13. 44. 46. 50. 57. 59.
Buetz 560.
Buffon 490.
Burchell 100.
Burmeister 75.
Buschka, Franz 77. 87.
Buschkiel, M. 325. 328.
v. Buttel-Reepen 163. 495. 496.
du-Buysson, H 353.
Byk, A. 517.

Calkins 25.
Cameran 87.
Camper 490.
Chatelier, Le 322.
Chlodovsky 535. 538. 540.
Chodat 535.
Cholodovsky 287. 288.
Chroback 201.
Cleland, J. B 98.
Cohen Kysper 310. 323. 324.
Cohn, F. 519.
Cohnheim, O. 437.
Compton 520. 521.
Conklin 521. 522.
Cornetz 191. 192.
Correns, C. 105.
Cramer 202. 208.
Crampton 521.
Cristofoletti 205
Csiki, E. 94. 96.
Cuvier 490. 491. 492. 493. 494.
Czuber, E. 105. 106. 121.

Dacqué 388. 400.
Dahl, F. 70. 79. 81. 98.
Dahl, Fr 358.
Darwin 386. 388. 389. 400.
Daubenton 490.
Degeer 86.
Delage 104. 271.
Delaunay 523.
Demoll, R. 83. 150. 164. 165. 167. 174. 266. 474. 559. 560.
Dessauer 559.
Distant 72.
Dixey 102.
Dixon 202.
Doflein, F. 71. 83. 328. 352. 519.
Downing 545. 546. 556.
Driesch, H. 21. 433.
Dubois 408, 409. 411. 413 414. 415. 420.
Duboscp 328 329. 335.
Ducke 170. 171. 172.
Düben, v. 252, 256.
Dürken, Bernhard 40.
Duncker, G. 371. 404.
Dunker 524.
Durand, A. 368.
Dyar 325. 330. 331. 335.
Dyé 325. 335.

Ecker 546.
Eckstein 326. 328. 335.
Edmond 330.
Ehrenberg Chr.G. 41. 46. 59.
Eimer 385. 386. 387. 388. 389. 397. 400.
Ekmann 252. 253. 254. 256.
Ellis, Havelock 121.
Ellis, R. A. 353. 362.
Emery 86. 391. 400.
Emmelius, C. 303.
Enslin 146. 147. 148. 151.
Entz, G. sen. 81. 91.
Erlacher 559.
Escherich, K. 99.
Estabrook, A. H. 26.
Etienne Sergent 330.
Eversheim 559.
Ewald 272.
Eykmann 103
Eysell 325. 335.

Fabre, J. H. 89. 189. 359. 361.
Fahringer, J. 87. 356. 358. 361.
Fatton. W. S. 336.
Fechner, Th. 189. 329
Fehling 207. 208.
Ferton 86.
Fick, R. 515. 523.
Fickendey, E. 528.
Fiebrig, K. 75.
Fisch, C. 109. 121.
Fischer 368. 520. 521.
Forel, A. 35. 87. 100. 187. 192. 310. 478.
Fowler 366.
Fränkel 537.
Franqué, O. v. 193.
Franz, V. 37. 540.
Fresnel 515.
Frickhinger, H. W. 527.
Friedenthal 347.
Friedländer 473.
Fries 254.
Frisch, Carl v. 35. 122. 139. 281. 282.
Frischholz, E. 12. 302.
Fuchs, Gilbert 64. 140. 142.
Funk 103.

Galanth, S. 529.
Galle 518.
Gauß 323.
Geisenheyner 111.
Gelpke 210.
Gendre 326. 331. 335.
Geoffroy 490. 491. 492. 493.
Gerstaecker 146. 147. 151.
Mc. Ginnis 272.
Goebel 534.
Goethe 489. 490. 491. 492.
Goetsch, W. 289. 302. 544. 556. 557.
Goldschmidt, R. 497.
Graaf 193. 211.
Graber 288.
Greef, R. 50. 59.
Grober 415. 420.
Gryns 103.
Günther 328. 335.
Günther, H. 513. 559.
Gundermann 559.

Haase, E. 69. 71.
Haase 81.
Haberlandt, Fr. 107. 452.
Hadley 277.
Haecker 389. 390. 391. 393. 394. 396. 400. 521. 522. 523. 525.
Halban 197. 198. 199. 200.
Handlirsch 154, 170. 171.
Hanstein 387. 400.
Hartig 148. 151.
Hasebroek 407. 415. 420.
Hegar 199. 200. 206.
Heidenhain 522.
Heikertinger, Fr. 65. 352.
Heincke 374.
Heinroth 404. 405.
Heller, H. 364.
Helmholtz 36.
Henning, Hans 35. 187. 286. 364. 365. 366. 367. 368 478.
Henslow 111. 121.
Herbst, C. 20.
Herbst, S. 451. 453. 454. 455. 456.
Hering 36. 136. 191.
Hermann, O 352. 362.
Herschel 514.
Hertwig, v. R. 12. 138. 187. 190. 291. 302. 322. 544. 557.
Hertwig, O. 491.
Hertz 323.
Hess, Carl 35. 122. 123. 124. 125. 126. 127. 128. 129. 130. 131. 132. 133. 134. 135. 136. 137. 138. 139. 281. 282.
Hesse, E. 329. 352. 401. 407. 409. 415. 419. 420.
Hesse, P. 521.
Heurtaux 522.
Heyer 108. 121.
Heymons, R. 83.
Hilzheimer 256.
Hirsch, G. Chr. 457.
Hobmaier 536.
Höber, R. 437.
van't Hoff 322.
Hollsten 252. 256.
Holmes 144.
Hooke 535.
Hooker, Davenport 141. 142. 143, 144.
Howard 325. 330. 331. 335.
Huber, Fr. 495.
Humboldt v. 100. 366.
Hunter, W. D. 90.
Huxley 391. 400.

Jhering, H., v. 91.
Iterson, van 515. 520.
Jacobi, A. 67. 70. 74. 78. 80. 81. 82. 84. 89. 91. 98. 99. 102. 352. 353. 356.
Jaeger, F. M. 517.
Jaeger, G. 370.
Jaffé 330. 335. 519.
Janecke 517.
Jelgersma 423. 426. 432.
Jennings, T. B. 12.
Johannsen 37. 187. 190. 383.
Jordan, H. 462. 466. 467. 472.
Joseph, H. 12.
Jost 515.
Judd 97.

Kantorowitz 560.
Kathariner, L. 103. 104.
Keibel 348.
Keilin 335. 328 332.
Keller 110. 120. 122.
Kent 44
Kent, Sav. 59.
Kerner v. Marilaun 525.
Kershaw 79.
King 302.
Kirby 163.
Kirkaldy 79.
Kittlitz, v. 91.
Klatt, B. 406. 420.
Klebs 433. 453. 454. 455. 456. 457. 458. 459. 461.
Kleinenberg 290. 291. 303. 545 546. 557.
Klingelhöffer 560.
Klinghardt 387.
Klunzinger 404.
Knab 325. 330. 331. 335.
Knauer, F. 89. 194. 201.
Koch, W. 9. 12.
Köhler 271. 285.
Koelitz, W. 9. 12.
Kofoid 521.
Kohl 159. 170. 450.
Kohlbrugge, J. H. F. 489.
Kohlrausch 516.
Kolkwitz, R. 338.

Konow 148.
Korschelt, E. 12.
Korschelt 107. 121. 527.
Kostanecki 521.
Krämer 560.
Kranz 559.
Krapfenbauer 9.
Krapfenbauer, A. 12. 303.
Kükenthal 395. 400.
Külp 559.
Küster 212. 241. 242. 243. 248. 451. 559.
Kutter 303.

Lamarck 493.
Lampe 559.
Landois 288.
Lang 521.
Lapicque 408. 413 420.
Latreille 147. 148. 151.
Latzin, Ph. H. 318.
Laurent, L. 10. 12.
Leeuwenhoek 41.
Léger 328. 329. 330. 335.
Lehmann, O. 517. 518.
Lehmann 559.
Leiber, A. 9. 12
Leuckart, R. 60. 64.
Leuckart 326. 496.
Levaditti 288.
Levandovsky 90.
Lillie, R. 24.
Lindemuth 217.
Linden 387. 397, 400.
Lingelskeim 243,
Linné 251/252, 253, 256. 515.
Linsbauer, R. 450.
v. Linstow 326.
Lipschütz, H. 343.
Lister 142.
Listing 515.
Loag, J. 528.
Loeb 37.
Löer 409.
Loew 482, 483, 489.
Löwi 520.
Lohmann 340.
Longstaff 106.
Loos, K. 96.
Lubosch 422. 432. 490. 491, 492. 493. 494.
Luchsinger 471.
Lummer 516.
Lund. M. 91.
Lundegardh, H. 321. 322. 323.
Luther, A. 40.

Mach, E. 513. 525.
Machida 498.
Mac Neal, W. J. 330. 336.
Magnan 415. 420.
Magnus, W. 451. 463. 464. 465. 466. 467. 469. 474.
Marchoux 326. 328. 331. 336.
Marschall, G. A. K. 73. 99.
Marshall, 523.
Mason, C. W. 98.
Massini 245.
Matthes 207.
Maurer 391. 392. 400.
Maxwell-Lefroy H. 98.
Maxwell 325.
McAtee W. L. 96. 98.
McCook 93.
de Meijere 391, 400.
Meinert 404.
Mendel 480.
Merk 521.
Meyer, Joh. 244.
Meyer, Fr. J. 385.
Meyer 395. 400.
Migula 482. 489.
Mjöberg 100.
Mohr, E. 251. 256.
Morris 202.
Mortensen 403. 404.
de Mortillet 521.
Müller, E. 420.
Müller, G. E. 188.
Müller, Herbert C. 12.
Müller, J. W. 61. 64. 65.
Müller, Paul 10.
Müller 287. 288.
Müller, W. 407. 409. 412. 420.
Müller 537. 539. 540.
Müller-Pouillet 516.
Muth 108. 121.

Nägeli 209. 210. 211. 324. 515. 519. 520.
Nagel 540. 541.
Naumann, E. 338.
Neugebauer 196.
Neumann 207.
Newell, W. 91.
Nilsson 251. 252. 256.
Nocht 287.
Nöller, W. 327. 330. 336.
Noorden 211.
Novy, F. G. 330. 336.
Nusbaum 11.
Nußbaum 290, 291, 303.

Odhner 313. 314. 317.
Oefele 559.
Osborn 388. 391. 400.
Ostwald, Wolfgang 13.
Oswald 494.

Pankow 202. 203, 204. 208. 209.
Parrot 409. 415. 416. 420.
Pasteur 104. 516.
Patschovsky 481. 489.
Patton 330.
Pawlow 443.
Peckham 69. 81.
Penzoldt 368.
Pfaff 366.
Pfeffer 453. 488. 489. 515. 557.
Pflüger 193. 208.
Pierantoni 537.
Piotrowski 472.
Plehn 316. 317.
Poche, F. 311. 317.
Pocock, R. J. 81. 90. 91. 93. 100.
Poppelbaum 498.
Portier, Paul 103.
Portschinski 76. 404.
Poulton, E. B. 74. 76. 88.
Poulton 91.
Poulton, J. B. 99. 102.
Pressat 327.
Pressat, A. 336.
Prochnow, O. 102.
Przibram 525.
Puschnig, R. 67.
Pütter 340. 341. 342. 343. 344. 407. 408. 419. 420. 522.

Rabl, Carl 37.
Rádl 272. 274. 275. 492.
Reichert, A. 96.
Rengger 100.
Renner, O. 479. 557.
Renning, H. 35.
Reusch 516.
Reuter, M. O. 71. 83. 84. 86.
Rey, E. 96.
Rhumbler, L. 13. 522.
Ribbert 194.
Richet, Ch. 471.
Ridgway 313. 314. 318.
Riß 558.
Römer 391. 400.
Rörig, G. 94. 96.
Roesel von Rosenhof 1. 12.
Rohwer 147.
Romanes 91. 465.
Rosmanil 128.
Ross, R. 329. 336.
Rothney 86.
Roux 11. 318. 395. 400. 441. 442. 449.
Rubner 407. 420.
Ruge, R. 325. 336.
Rutot 428.

Salimbeni 326. 328. 331. 336.
Sarasin 387. 400.
Schaudinn 519.
Schaxel 452.
Scheuring 283. 284.
Schewiakoff 42.
Schewiakoff, W. 59.
Schickele 205. 206.
Schiefferdecker, P. 421. 432.
Schimkewitsch, W. 21.
Schimper 483. 489.
Schinz 110. 120. 122.
Schmid, B. 559. 560.
Schmidt, Joh. 371. 373. 380. 383. 384.
Schmidt, W. J. 140. 143.
Schmiedeknecht, O. 85. 146. 155. 158.
Schneider, K. C. 521.
Scholz 159.
Schomburgk 100.
Schroeder, O. 45. 59.
Schuhmacher, S. v. 347.
Schulz, A. 111. 120. 122.
Schulze, Paul 2.
Schuster, W. 96.
Schwendener 515. 519. 520.
Sclater 91.
Seefelder 38.
Seiler 498.
Seitz, A. 90. 92. 206. 211.
Sellheim 200. 206.
Semon 37. 187. 478.
Semper, M. 387. 400.
Sergent E. 330. 336.
Shelford, R. 79. 81. 357.
Sherrington 463. 464. 465. 469. 474.
Sikora, H. 287. 537. 539. 540.
Simon, S. 444. 448. 451.
Simond 326. 328. 331.
Simond, P. L. 336.
Snell 415. 420.
Snoften 255.
Sommer 559.
Sommerfeld 516. 517.
Soret 493.
Spek, Josef 13. 23. 35.
Spemann, H. 6.
Spencer, Herbert 320.
Spengel 102.
Sprecher 108. 109. 122.
Stark, J. 364. 366.
Steche, O. 12. 545. 557.
Stein 47.
Stein, Fr. 57. 59. 538.
Steinach 195. 196. 197. 198. 199.
Steinach 211.
Steiner, G. 59. 273.
Steinmann 386.
Steinmann, G. 400.
Stellwaag 474. 475
Stempell, W. 327. 336.
Stiles, Ch. W. 326. 336.
Stitz, H. 71. 86. 87. 91. 99. 100.
Stockard, Ch. 21.
Stöhr 392. 400.
Straßburger 109. 122.
Stresemann 387. 400.
Strindberg 535. 540.
Strohl 415. 420.
Stromer, E. v. 387. 400.
Struyks 105.
Stübe 559.
Study 513 514. 515.
Süring 559.
Sußdorf 560.
Swammerdamm 494. 495. 496. 535.
Szily, v. 39.
Szymanski, J. S. 257. 522.

Tandler 512.
Taniguchi 206.
Tannreuther 545. 557.
Teichmann 37. 187.
Teudt, H. 364. 365. 366. 367. 368. 369. 370.
Thore 254.
Timerding 560.
Timmann 421.
Tölg, F. 87. 361.
Toldt, K. 346. 347.
Tornier 396. 400.
Torrey, H. N. 330. 336.
Tourneux 198.
Trembley, A. 1. 12. 46. 59.
Tschernischoff 194.
Tyndall 368.

Uexküll, v. 37. 466. 467.
Ungerer 437. 442. 444. 447. 450. 453.
Unterberger 202. 203.

Vas 207.
Velitz, v. 210.
Vertebraten 522.
Verworn 37. 187. 190. 321.
Vicqu d'Azyr 490.
Viehmeyer 71.
Virchow, Hans 39.
Vöchting 444, 446, 448, 450. 451.
Voeltzkow 143.
Vogel P. 535.
Volkelt 189.
Volta 366.
Vorländer 517.
Vorsteher 411. 412.
Vosseler, J. 70. 75. 80. 90. 102.

Wachs, Horst 1
Wager 546.
Wager, Th. 557.
Wallace, A. R. 68.
Wallace 387. 400.
Wallerant 517.
Wasmann, E. 37. 66. 72. 77. 86. 87. 91. 187. 190. 191. 304. 307. 308. 363.
Weber 197.
Weber, H. 523.
Weber, M. 348. 350. 392. 400
Wehmer 482. 489.
Weinland 270. 286.
Weir J. Jenner 90.
Welcker-Brandt 421.
Wellmer 328. 336.
Wenzel, F. 365.
Westergaard, H. 105. 122.
Wheeler 87.
Wiedersheim 392. 400.
Wiener 516.
Wierzejski 521.
Wilhelmi, J. 527.
Willem 543.
Winkler 240.
Winkler H. 444. 448. 450. 451.
Winterstein 140. 266.
Woodcock, H. M. 330. 336
Woodruff 25.
Wülker 559.

Yung 540. 543.

Zander 166.
Zederbauer 390. 399. 400.
Zell 370.
Ziegler 37.
Zoja, R. 12.
Zur Straßen, Otto 64. 522 525.
Zwaardemaker 365. 366. 368.

Alphabetisches Sachregister.

Aal 371.
Aalmutter 371.
Abdomen, Geschlechtsdifferenzierung 507.
Abstammung, polyphyletische 386.
Absterbeordnung 105.
Abutilon 217. 244 250.
Abwehrfermente 443.
Acer compestre 248.
Acer negundo 218. 229. 235 250.
Acer pseudoplatanus var. *Leopoldii* 247. 249.
Acheuléen 428.
Acineten 50
Aculeata 151.
Adaptation 281.
Adrenalin 205.
Affen 100.
Afteröffnung, Verschließung der 151.
Agamomermis 326.
Agave 226.
Agenia 81.
Agriotypiden 155.
Ähnlichkeit, äußerliche 391.
Akademiestreit von 1830 489.
Algen 337.
Alytiden 71.
Ameisen 66. 158. 161.
Ameisenbiologie 303.
Ameisendrosseln 91.
Ameisenfeinde 85.
Ameisenfressende Wirbeltiere 89.
Ameisenmimikry 65.
Ameisenpsychologie 35. 187.
Ameisen in Vogelmägen 95.
Amphibienembryo 6.
Amphibien, Nahrung 89.
Amphileptus 50.
Ammophila 84.
Amyciaea 71. 79.
Andrena 359.
Andrenidae 163. 166. 180.
Anemone hepatica 529.
Angepaßtheit 433
Anobium, Pilze in 537.
Anopheles 325.
Anpassung 433.
Anpassung, convergente 388.
Anpassungen, morphologische 440.
Anpassung, parallele 388.
Antennen, Geschlechtsdifferenzierung 507.
Anthiciden 76.
Anthophora 358.
Anthophysa 44.
Anthropologie 431.
Antrieb 257.
Apanteles 77.
Aphaenogaster 87.
Aphantochilus 71.
Aphelenchus 60
Aphiochaeta 332.
Aphodius 61.
Apidae 163.
Apididae 181.
Apidina 160. 162.
Apocrita 146. 174.
Apus 42.
Arabis 238.
Arachniden (Mimikry) 68. 69.
Araneiden 70.
Araneus 356.
Argiope 357.
Argiopiden 70.
Artbildung, bei Salix 479.
Arthropoden, Sinnesorgane 266.
Artzelle 322.
Asiliden, Nahrung 88.
Asterias-Larven 23.
Astylozoon 58.
Atombeseelung 36.
Attiden 69.
Aufgußtierchen 41.
Auge, Entwicklung 37.
Ausgleichprinzipe 318.
Ausstülpurgen, Entstehung von 15.
Avitaminosen 103.

Bacillus extorquens, Oxolate 483.
Bachstelze 494.
Bacterium coli mutabile 245.
Balaenoptera 388.
Befruchtung 24.
Bembeciden 160.
Bembecidae 183.
Bembex 84.
Bethylidae 177.
Bethyliden 77, 156.
Bienen 158. 354.
Bienen, Brutwaben 95.
Biene, Farbensinn 122. 281.
Bienenlarve, Chitinabsonderung 95.
Bienenlarven, Spinndrüsen 496.
Biene, als Nahrung 89.
Bienen, Phylogenie 145.
Biene, Puppenhäuschen 494.
Bienenstaat 163.
Bittacus 88.
Blasenmole 208.
Blastula-Modell 14.
Blattiden, Symbionten 537.
Blütenfarbenvariationen 533. 534.
Blätter, Schraubungserscheinung 520.
Blätter, weißrandige 212.

Blattwespen 148.
Blumenfarben 282.
Bockkäfer 66.
Bombus 356. 497.
Braconidae 176.
Braconiden 155.
Branchipus 42. 280.
Brassica oleracea 218. 237.
Brustdrüse 194.
Bufo 401.
Buntblättrigkeit 212.
Buprestidae 84.
Buxus marginatus 218.

Calciumsalze bei Lithiumlarven 22.
Camponotidea 72.
Camponotus 73. 76. 87.
Camponotus, Mycetocyten 536.
Cancer, Ganglion cerebrale 472.
Canephorula 168.
Cantalien 425.
Capsiden 71.
Castaneira 71.
Caulleryella 331.
Caulleryellidae 328.
Centralnervensystem 462.
Cephalisation 415.
Cephalocoema 75.
Cephalopodenauge 38.
Cephidae 174.
Cephiden 148.
Ceratophyllum, Oxalsäurewirkung 486.
Cerceris 84.
Cerebroside 16.
Cetonia 83.
Chalcididae 175.
Chalcididen 77. 155.
Chalcura 87.
Chironectes 388.
Chironomus 10.
Chlamydomonas 341.
Chlorella 246.
Chlorkalzium und Zellteilung 33.
Chlorophytum 233.
Chlorophytum capense 226.
Chlorose 211.
Chorda, quellende Stoffe 17.
Chorioidealgefäße 39.
Chromatophoren 140.
Chrysididae 177.
Chrysididen 156.
Chrysomeliden 84.
Cicindela 75.
Ciliarkörper des Auges 38.
Cimbicidae 173.
Ciona 470.
Cleptidae 177.
Cleptiden 157.
Clerus 76.
Clivia 218.
Clubioniden 69.
Colletidae 163. 180.
Colloide, Quellung 13.
Colobom 40.
Condytarthren 397.
Convoluta, symbiotische Algen 538.
Coreiden 72.
Cornus alba 218. 231.
Corpus luteum 211.
Convergenz 387.
Corynura 165.
Crabronidae 184.
Crabroniden 85.
Cremastogaster 76.
Crithidia 329.
Crabro 497.
Crustaceen, Wirkung der Ganglien 471.
Culex 326.
Culicada 326.
Culiseta 327.
Cynipidae 176.
Cynipiden 77. 155. 156.
Cytisus Adami 240.

Dauerformen 57.
Detritus 343.
Diffusionskoeffizienten 368.
Dinetus 85.
Dinophilus 107.
Diplacus 72.
Diplocystis 328.
Diplocnemata 158. 169.
Dipus 389.
Distoma 325.
Dolichoderinae 78.
Dracaena Santeri 218.
Drehpunkt bei der Entwicklung der Intersexualität 506.
Dressur auf Farben 281.
Drüse, interstitielle 198.
Drüsen mit innerer Sekretion 205.
Duftstoffe 365.
Dulichius 72.
Durchlässigkeitsanpassungen 437.

Echinodermenkeime unter abnormen Bedingungen 455.
Eciton 71.
Edentaten 82.
Eidechsen, Nahrung 89.
Eierstock 193.
Eierstockdrüse, interstitielle 211.
Eierstock, Einfluß auf die Gebärmutter 203.
Eierstock, gerinnungshemmende Wirkung 205.
Eierstock, Transplantation 194.
Eierstocktätigkeit, Ausfall der 201.
Eierstock, Umwandlung in Hoden 508.
Eierstock, Wirkung auf Blutdruck 205.
Eierstock, Wirkung auf die Knochenbildung 216.
Eigenduft 370.
Eigenfunktion 434.
Einrichtungen, fremddienlich-zweckmäßige 451.

Einstülpungen, Entstehung von 15.
Elasmosoma 87.
Electronen 364.
Elefant, indischer, Rüsselbehaarung 351.
Ellritze 138. 265.
Elodea, Oxalsäurewirkung 5. 483.
Elytren (der Käfer) 474.
Enzystierung 47.
Enzystierung (bei Vorticelliden) 47.
Engystomiden, Nahrung 89.
Entelechie 455.
Entfernungslokalisation 283.
Entwicklung, gleichgerichtete 385.
Entwicklung, Schraubungserscheinungen 525.
Entwicklungskorrelationen 40.
Enzyme und Erbfaktoren 511.
Eolithen 425.
Epeira 354.
Epistylis 43. 50.
Erfolgsorgane 462.
Ericydnus 77.
Eristalis 102.
Eristalis, Mimikry 353. 362.
Eucerini 168.
Eucharis 87.
Eumenes, 171.
Eupelminus 77.
Eupelmus 77.
Eurycorypha 76.
Evaniidae 175.
Evaniiden 149. 155.
Evonymus japonica 234.
Evonymus radicans 230.
Exogastrulation 21.

Faltenwespen 84. 171.
Fangheuschrecken 74.
Farbenblindheit 281.
Farbenblindheit, totale 123.
Farbensehen 122.
Farbensehen der Tiere 281.
Farfugium argenteum marginatum 218.
Farnprothallien 454.
Federn 391.
Fermente, proteolytische 195.
Ferngeruch 35.
Fertonius 86.
Ficalbia 328.
Filzlaus 287.
Fische 371.
Fische, Chromatophoren 140.
Fische, Farbensinn 137.
Fischrasse 380.
Flagellaten 329. 342.
Fledermäuse, Parasiten der 326.
Fliege268. 279.
Flügelgeäder (bei Hymenopteren) 166.
Flug, der Käfer 474.
Flunder 371.
Flußpferd, Haare 349.
Flußpferd, Hautdrüsen 350.
Flußpferd, Integument 346.
Flußpferd, Körperhaut 348.
Flußpferd, Lippen 347.
Flußpferd, Zitzen 348.
Formica 69.
Formica fusca L. 304. 305.
Formica fusca, Pilze im Fettgewebe 536.
Formica, Koloniegründung 305.
Formica pratensis 307.
Formica rufibarbis 305.
Formica sanguinea 309.
Formicidae 179.
Formicina 71. 160.
Formicomus 76.
Formicoris 72.
Forschung, biometrische 534.
Fruchtstände, Schraubungserscheinungen 520.
Fuchsia globosa 218.
Funaria, Oxalsäurewirkung 484.
Fundulus-Entwicklung in Lithiumseewasser 22.
Funktion, harmonische 434.
Funkia 226.
Funkia lancifolia 233.

Galeodes 361.
Galeopithecus 388.
Gartengrasmücke 404.
Gastropoden, Leberanlage 17.
Gastrostyla 25.
Gastrulainvagination 13.
Gebärmutter 193.
Gehirn bei Vögel und Säuger 393.
Gehirnresiduen 190.
Gehörsteine, Jahresringe der 372.
Geiselbewegung, Schraubungserscheinungen 521.
Gelbfiebermücke 326.
Gelenkflächen, Schraubungserscheinungen 523.
Generationswechsel 317.
Geruchstheorie 364.
Geschlechter, Absterbeordnung 105.
Geschlechtscharaktere, sekundäre 512.
Geschlechtsbestimmung 498.
Geschlechtsdrüsen, Dedifferenzierung 507.
Geschlechtsfaktoren, Wesen der 511.
Gewebsadaptationen 444.
Geweihe, Schraubungserscheinungen 522.
Gonatopus 77.
Grabwespen 81. 158. 169.
Gregarinen 327.
Grillen 74.
Gynandromorphismus 498.

Haare 391.
Haematopinus 287.
Haematopinus-Mycetom 536.
Hahnenfederigkeit 200.
Halictidae 163. 180.
Halictiden 165.

Halictus 359.
Halitherium 388.
Halteren 268.
Halticinen 84.
Halsring, weißer bei Vögeln 389.
Hanf 121.
Hanf, Sterblichkeit der beiden Geschlechter 107.
Haplocnemata 158.
Harmonie 442.
Harpagoxenus sublaevis 310.
Hautdrüsen 431.
Hautflügler 145.
Hautlichtsinn 540.
Hel x 470.
Helix, Lichtsinn 540.
Hemianopsie 40.
Hemipteren, Mimikry 68.
Hemipteren, Symbionten 537.
Hemiuridae 314.
Hemmungszentren 469.
Hering 371. 380.
Hermaphroditismus 196.
Herold'sches Organ 508.
Herpetomonas 329.
Herzgewichte 406.
Herz bei Warmblütern 392.
Heteronotus 74.
Heterotrophie 338.
Heuinfus 26.
Heuschreckenplage 528.
Hibiscus Cooperi 224.
Hippopotamus 346.
Hirngewicht 408. 413.
Hirschkäfer 83.
Hochzeitsflüge 305.
Holothurien, Tonus 468.
Holzwespen 148.
Homo heidelbergensis 428.
Homologielehre 490.
Homopteren 74.
Homöogenesis 385.
Homöothermie 392.
Hortensia 250.
Hostia japonica 233.
Hufe (Flußpferd) 348.
Hummeln 169.
Hydra, Abnormitäten 9.
Hydra, Eibildung 545.
Hydra, Entodermale Verdauung 553.
Hydra fusca 2. 289.
Hydra, Hoden 290.
Hydra, Längsteilung 1.
Hydra, Ovarien 544.
Hydra, Pseudozellen 546. 552.
Hydra, Querteilung 10.
Hydra, Regeneration 292.
Hydra, Regeneration und Eibildung 546.
Hydra, Selbstverdauung 297.
Hydra viridis 9.
Hydra, zweiköpfig 301.
Hydrachniden 330.
Hydrangea 249, 250.
Hylobius 64.
Hymenopteren 145.
Hymenoptera 173.
Hymenopteren, Flügelbildung 153.
Hymenopteren, stechende 352.

Ichneumonidae 176.
Ichneumoniden 77. 151. 155.
Ildibaha 70.
Ilex aquifolium 226. 229. 233.
Individualgedächtnis 189.
Infusorien, Teilungsgeschwindigkeit 25.
Insektensymbionten 535.
Intersexualität 498.
Intersexualität, Zeitgesetz der 506.
Inzucht 304.
Ips 64.

Johnston'sches Organ 274.

Käfer 76. 274.
Käfer, Elytren und Flug 474.
Kaliumchlorid und Zellteilung 31.
Kaliumsalze 17.
Kalziumoxalat 481.
Kastration 194.
Kastration, Wirkung auf Fettansatz 204.
Kastration, Wirkung auf das Gefäßnervensystem 205.
Katze 259.
Kaumuskeln 421.
Keimdrüsen, innere Sekretion 195.
Kephalopoden, Schraubungserscheinungen 521.
Kernmasse, relative bei Muskelfasern 430.
Kleintiere 423.
Knollengewächse 444.
Kolibri 81.
Kolloide, Quellung, Wirkung von Säuren und Alkalien dabei 19.
Konowiella 162.
Konstitution 432.
Kopflaus 287.
Kopulationsorgane, intersexuelle Veränderungen 508.
Krabbenspinnen 358.
Krebse 270.
Krebse, Heterochelie 523.
Küchenschabe 265.
Kukuksbienen 163.

Lactosevergärung 245.
Lasaeola 79.
Laseola 70.
Lasius 72. 87.
Lasius fuliginosus 305.
Lasius umbratus 305.
Läusearten 287.
Laterigraden 70.
Laubheuschrecken 74.
Lautsprache der Tiere 425.

Leben, Theorie des 318.
Lebensbedingungen, äußere, Einfluß der 380.
Lebensdauer beider Geschlechter bei Tieren 107.
Leber, quellende Stoffe 16.
Lebistes 380.
Lecithin 16.
Lecithodendrium 326.
Legimmen 152.
Leptomonas 330.
Leptomysis 273.
Lerngeschwindigkeit 264.
Libellen, Nahrung 88.
Lichtrückenreflex 275.
Lichtsinn der Heliciden 540.
Ligustrum ovalifolium 223. 234.
Limnaeus 326.
Linkshändigkeit 523.
Liometopum 86
Lipoidgehalt der Zellmembranen 29.
Lithiumbromid 29.
Lithiumchlorid 26.
Lithiumion u. Zellteilung 26.
Lithiumlarven 20.
Lithiumsulfat 29.
Lokalformen 371. 373. 384.
Lokalformen, Konstanz der 376.
Lophyrus 77.
Lucanus 83.
Lucilia, als Parasit 401.
Lycosa 359.
Lygaeiden 71.
Lymantria 498.

Macropus 389.
Magenscheibe 287.
Magnesiummangel im Seewasser 23.
Maikäfer, Flug 475.
Maikäfer, Gewichte 477.
Makronten 46.
Manatus 349.
Mandrill, M. masseter 427.
Masaridae 171. 186.
Maulwurf 198.
Maus, weiße 103. 264.
Medullarplatte 6.
Meersaurier 386.
Megachile 359.
Megachilidae 163. 182.
Megapetus 73.
Melandrium 109. 121.
Melanophoren 140.
Melipona 169, 497.
Membraciden 80.
Menopause 194.
Mensch, Ameisenverzehrer 100.
Menstruation 193.
Menstruationsblutungen 203.
Menstruation u. Eierstöcke 200.
Mesophyll 213.
Mermis 326.
Messor barbarus 309.
Methoca 161.
Micaria 69.
Mictis 72.
Mikrogonidien 58.
Mikronten 45.
Mikryphantiden 70.
Milben 330.
Mimikry 65. 352. 385.
Mimocoris 71.
Mira 77.
Misumena 358.
Mneme 37. 187.
Mninm, Oxalsäurewirkung 484.
Moehringia trinervia 238.
Moose, Oxalsäurewirkung 484.
Moosprotonema Oxalsäurewirkung 487.
Motacilla 404.
Muscheln, Schraubungserscheinungen 521.
Musculus masseter 421.
Musculus temporalis 429.
Muskelfaserarten 421.
Muskel, quellende Stoffe 17.
Muskelsinn 463.
Mutation 245.
Mutilla 83. 361.
Mutillen 158.
Mutillidae 179.
Mutilliden 161.
Mycetom bei Pedikuliden 536.
Mycetome 287.
Myelin 17.
Myrmarachne 69.
Mymariden 155.
Myrmecia 87.
Myrmecium 69.
Myrmecocystus 87.
Myrmecophana 75.
Myrmecophyes 72.
Myrmecoris 72.
Myrmegryllus 75.
Myrmekoidie metöke, synöke 65. 67.
Myrmeleon 88.
Myrmica 86.
Myrmica rubida 310.
Myrmica scabrinodis 305.
Myrmoplasta 72.
Myrmosa 161.
Myzinen 161.

Nabelschnur 348.
Nabelschnurarterien, Schraubungserscheinungen 522.
Nabis 72.
Nahgeruch 35.
Nährpolyp (bei Hydrozoen und Siphonophoren) 56.
Nashorn 390.
Nashornkäfer 390.
Nasturtium, Oxalsäurewirkung 486.
Natriumchlorid und Zellteilung 31.

Natriumsalze 17.
Natriumsulfat und Zellteilung 32.
Nebenwurzeln, Plagiotropie 557.
Nebenwurzeln, Reizbewegungen 557.
Nematoden 326.
Nematoden, Cystenbildung 59.
Nematoden, in der Haut des Flußpferdes 351.
Neoponera 71.
Nephila 357.
Niedere Tiere, Nervennetze 465.
Neubildungen, pathologische Quellende Substanzen in 18.
Neutralsalze, Wirkung auf Kolloid-Quellung 19.
Nicotiana gigantea 218.
Nomadidae 163. 182.
Nomiini 164.
Nosema 326.

Oberflächengesetz 406.
Ocellenfunktion 283.
Odynerus 356.
Oecodoma 74.
Oecophylla 71. 79.
Ophioglypha 466.
Orasema 87.
Orientierung 277.
Oriolus 387.
Orthopteren 74. 148.
Orthopteren (Mimikry) 68.
Oryssidae 176.
Oryssiden 156.
Osmose 438.
Osteomalacie 204. 206.
Ovarienreduktion bei *Hydra* 547.
Ovidukt bei Cephalopoden 393.
Ovotestis 196. 198.
Oxalsäurebildung in der Pflanze 481.
Oxybelus 84.

Pachycondyla 69.
Pachylomma 87.
Palaemon 273.
Paludina fasciata 17.
Pamphiliidae 174.
Pamphiliden 148.
Panaschierung 212.
Panaschierung, Inversion der 233.
Panorpa 88.
Panurgidae 166.
Papierameise 71.
Paramaecium caudatum, Zellteilung 25.
Parasitica 151.
Parasitismus 313.
Parthenogenese, künstliche 24.
Peckhamia 69.
Pedalganglien bei Schnecken 468.
Pediculiden, Magenscheibe 535.
Pediculiden, Symbiose mit niederen Pflanzen 535.
Pediculinen 287.
Pelargonium zonale, Panaschierung 213. 227. 234. 236.
Peleziniden 156.
Pelezinidae 176.
Pelmatohydra oligactis 2.
Pelopoeus 81.
Pemphredon 84.
Periklinalchimären 240.
Peziza, Kalziumoxalatbildung 488.
Pezomachus 77.
Pflanzen-Gallen 451.
Pflanzen, Kalziumoxalat 481.
Pflanzen, niedere, Symbiose mit Pediculiden 535.
Pfrille 138.
Pheidole 87.
Philanthus 85.
Philemon 387.
Phototropismus 266.
Phrurolithus 71.
Phthyrius, Mycetom 536.
Phylloscirtus 75.
Physa, Schraubungserscheinung 521.
Phytoptagen 151.
Pigmentzellen 140.
Pilophorus 72.
Plagiolepis pygmaea 305.
Planorbis, Schraubungserscheinungen 521.
Plectus 60.
Pleometrose 304.
Pluripotenz 389.
Podaliriini 168.
Polistes 357.
Polyplax 287.
Polyplax, Symbionten 537.
Polyrhachis 72.
Pompilidae 84.
Pompiliden 158.
Pompilus 81. 356.
Priocnemis 81.
Protoeces 314.
Protocalliphora 404.
Proctotrupidae 177.
Proctotrupiden 77. 156.
Prosopis 166.
Protanope 125.
Protozoen parasitische 326.
Psammocharidae 185.
Psammochariden 158. 170.
Psammophila 160.
Psen 84
Pseudogynen 308.
Pseudomimikry 80.
Psithyrus 361.
Pteropoden, Schraubungserscheinungen 521.
Pubertätsdrüse 197. 211.
Pyriglena 91.
Pyrrhocoriden 72.
Pyrrhocoris 80. 93.

Quellung der Kolloide 24.
Quellungsreihe der Ionen 19.
Quellungsreihen 24.

Rana fusca, Lokalrassen 40.
Rana, Pigment 140.
Rasenaufgüsse 41.
Rassendüfte 369.
Rassenuntersuchungen 371.
Ratte, weiße 259.
Raubinsekten 88.
Raubwespen 81. 84.
Räumliches Sehen 36.
Raumorientierung 283.
Rechtsdrehung 514.
Rechtshändigkeit 523.
Reduviolus 72.
Reflexumkehr 257.
Regeneration und Nahrungsmaterial 302.
Regenwurm, zentrales Nervensystem 473.
Regulationen 434.
Reize, formative 441. 451.
Rentier, Knacken beim 251.
Reptilien, Nahrung 89.
Reptilien, Chromatophoren 140.
Restitution 434.
Retina 39.
Retinaanlage 37.
Rhabditis, Verpuppung 59.
Rhodanion und Zellteilung 28.
Rhythmik, pflanzliche und äußere Bedingungen 453.
Rhythmus 433. 452.
Riptortus 73. 79.
Rotgrünblindheit 125.
Rubus 233.
Rückbildung 7.
Rumex 248.

SO_4-Ion 30.
Salamandra, Retina 39.
Salix, Evolution 479.
Salix, Variabilität 479.
Salticiden 69.
Salticus 70.
Salzgehalt des Meerwassers, Einfluß auf Lokalrassen 380.
Sambucus 250.
Sambucus nigra 225.
Sandwespen 169.
Sapyga 161.
Sapygidae 178.
Sapygiden 158.
Säuger 385.
Säugerherzgewichte 410.
Säugetiere, ameisenfressende 99.
Sauropsiden 391.
Saxifraga sarmentosa 219.
Schizogregarinen 331.
Schlingpflanzen, Schraubenbewegung 519.
Schlupfwespen 77. 87. 155.
Schmetterlingsraupen 76.
Schnecken, Ganglien 467.
Schnecken, Schraubungserscheinungen 520.
Scholle 371. 380.
Schraubungsprinzip 513.
Schuppen 392.
Schwammspinner, Rassen 498.
Schweinelaus 287.
Schwinger 268.
Scolia 83 361.
Scoliidae 178.
Scoliiden 158. 161.
Sebastes 371.
Sekretion, Innere 193.
Seebarsch 198.
Seeigellarvenentwicklung bei verschiedenen Salzlösungen 20.
Seeigellarven, Lithiumwirkung 19.
Sehen der Insekten 35.
Seitensprosse, geotropisches Verhalten der 557.
Selbstregulation 318.
Selbsttätigkeiten 318.
Sinne, innere 423.
Sinnesorgane 266.
Sirene 347.
Siricidae 174.
Siriciden 150.
Sitodrepa, Pilze in 537.
Solaneen besuchende Käfer 84.
Solanum Balbisii 220. 238.
Solanum dulcamara 218.
Solenopsia 77.
Spektrum, Helligkeitsverteilung darin 123.
Spelle 238.
Sphaerophrya 50.
Sphecotypus 70.
Sphegidae 183.
Sphegiden 149. 158.
Sphegidina 169.
Sphekoidie 66. 352.
Sphex 84.
Spiniger 81.
Spinne gegen Biene 283.
Spinnen 81. 352.
Spiraea Bumalda 220. 240.
Spirillen, Schraubenbewegung 519.
Spirochaeta 330.
Spirochaete, Schraubenbewegung 519.
Spirogyra, Oxolatgehalt 482.
Spirogyra, Oxalsäurewirkung 487.
Sprache, menschliche 425.
Sprachmuskeln 421.
Springreflex 274.
Sprott 371.
Stammesgeschichte 145.
Statistische Organe 270.
Stauropus 76.
Steatoda 362.
Stechimmen 152. 352.
Stechmückenlarven, Parasiten der 325.
Stegomyia 326.

Stephaniden 155. 156.
Stephanidae 175.
Sterblichkeit der beiden Geschlechter 105.
Stilbula 87.
Stoffe, quellbare 16.
Statocystenentwicklung bei Cephalopoden 21.
Strophoplast 526.
Struktur 455.
Sulfatmangel im Seewasser 23.
Sylvia 404.
Symbiose 535.
Symphyta 146. 173.
Synageles 69.
Synemosyna 69.
Syngnathus 380.
Systellonotus 72.
Systematische Gruppen, Definieren der 311.
System, harmonisch-äquipotentielles 449.
Systylis 41.

Tachytes 81.
Tapinoma 86.
Taube 103.
Teichnannoplankton 337.
Teilung, inäquale 53. 241.
Telepathie 192
Temperatur, Einfluß auf Lokalrassen 381.
Tenthredinidae 173.
Tenthrediniden 150.
Tergestia 314.
Tetramopria 77.
Thargalia 71.
Thekaluteinzellen 211.
Thelohania 327.
Theridiiden 70.
Theridium 363.
Thigmomorphose 7.
Thigmotropismus 266.
Thomisiden 79.
Thomisus 358.
Thynnidae 178.
Thynniden 161.
Tiefseetiere 398.
Tierpsychologie 35. 187.
Tiphia 84.
Tonus 465. 468.
Tonus, viskosoider 468.
Tonwerkzeuge bei Vogel und Säuger 395.
Trachelius 50.
Tradescantia, Oxalsäurewirkung 483.
Tradescantia zebrina 241.
Transspiration (der Pflanzen) 440.
Transversion 389.
Trematoden 325.
Triaranea 362.
Trigona 357.
Trigonalidae 175.
Trigonaliden 155.
Trinia glauca 105.
Tropismen 266. 278
Trupoxylon 81.
Turbellaren 317.
Turdus 401.
Turgescenz 437.
Tutelina 71.
Tylenchus 60.

Überschläge 389.
Ulmus 226.
Ulmus campestris 231. 249. 250.
Umschlagsreaktion bei der Intersexualität 509.
Umstimmung 257.
Urbiene 166.

Vallisneria, Oxalsäurewirkung 483.
Variabilität 390.
Variationen 529.
Vaucheria, Oxalate 482.
Vaucheria, Oxalsäurewirkung 487.
Vegetationspunkt 214.
Vererbung 187. 378. 382. 479.
Vererbung erworbener Eigenschaften 432.
Verpuppung, bei Nematoden 59.
Vertebraten, Schraubungserscheinungen 522.
Vespa 356.
Vespidae 185.
Vespina 169.
Vibrionen, Schraubenbewegung 519.
Vitalismus 440. 445. 455. 460
Vitamin 103.
Vögel 385.
Vögel, ameisenfressende 90. 95.
Vögel, Magen- und Kropfinhalte 94.
Vogelherzgewichte 410.
Vorticelliden 41. 331.

Waltiere 386.
Walzenspinnen 361.
Wanderheuschrecke 528.
Wanzen, ameisenähnliche 71.
Warmblütigkeit 392.
Weberscher Finkenhermaphrodit 197.
Weinbergschnecke, Lichtsinn 540.
Weißkohl, panaschiert 237.
Wespen 158.
Wespenmimikry 66.
Willkürliche Entwicklungsänderungen 453.
Wirbeltierauge 37.
Wirbeltiere, Bewegungsapparat 463.
Wolfsspinne 359.

Xiphydriidae 174.
Xylelidae 174.
Xylocopa 361.
Xylocopini 168.

Zellkern, Schraubungserscheinung 521.
Zellteilung 23.
Zellteilung abhängig von Wasserabsorption 25.
Zellteilung und Volumvergrößerung 24.
Zikaden 74. 77.
Zoarces 371. 380. 383.
Zoologie, angewandte 527.
Zooplankton 342.
Zoothamnium 44. 46. 57.
Zystenbildung, bei Nematoden 59.

MBL/WHOI LIBRARY
WH 18BY H